

С. А. САРКИСОВ

*Очерки*  
ПО СТРУКТУРЕ  
И ФУНКЦИИ  
МОЗГА

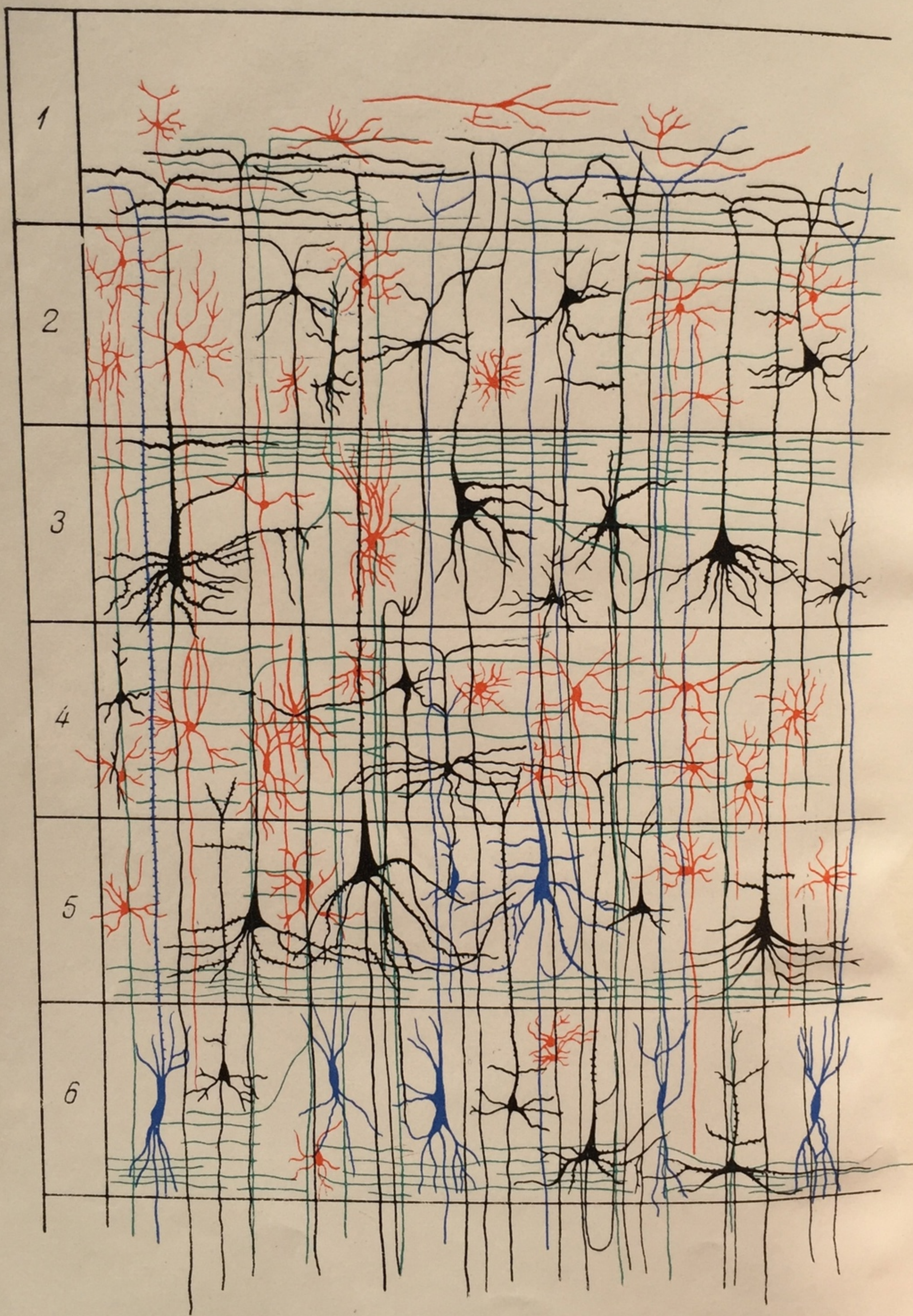












См  
по  
и Ф  
М



С. А. САРКИСОВ

*Очерки*  
ПО СТРУКТУРЕ  
И ФУНКЦИИ  
МОЗГА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МЕДИЦИНА»  
МОСКВА — 1964



С. А. ГАРИН

ПО СТУДИИ

ИЗДАНИЕ

1903



Светлой памяти  
Арусяк Александровны —  
жены и друга,  
посвящаю свой труд

Автор



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Вопросы, связанные с аспектами строения и деятельности мозга, привлекают к себе в настоящее время исключительный интерес как со стороны специалистов-неврологов и психиатров, так и со стороны физиологов, морфологов и психологов.

Этот интерес вызван новыми возможностями изучения тончайших механизмов мозговой деятельности. Достижения физики, химии и электроники позволяют новыми методами изучать структуру и функцию наиболее интимных механизмов сложных процессов мозга в норме и патологии и направленно влиять на эти процессы.

В то же время по мере обогащения наших знаний о мозге расширяется круг их практического применения. Так, за последнее время в результате достижений биохимии мозга открылись новые неизвестные ранее возможности использования различных фармакологических препаратов, оказывающих существенное влияние на характер протекания нервных и психических процессов в норме и патологии. Однако для целенаправленного синтеза и использования этих препаратов необходимо, чтобы фармакологи имели достаточно ясное представление о тех нейронных механизмах, которые являются материальными субстратами мозговых функций. Значение основных закономерностей строения и деятельности мозга представляет также интерес для такой науки, как кибернетика, опирающейся на те общие принципы, которые лежат в основе организации центральной нервной системы.

Все это возможно при выявлении и установлении закономерностей структуры и функции мозга как целого и отдельных его образований комплексными методами исследования. Этим вопросам и посвящен настоящий труд.

В работе автор обобщает свои исследования по структуре и функции высших отделов центральной нервной системы с учетом современных



исследований тончайших механизмов мозговой деятельности. Рассматриваются общие вопросы структуры и функции центральной нервной системы человека с иллюстрацией структурных образований и их взаимосвязи на различных уровнях центральной нервной системы и их функциональное значение. В работе даются основные положения о нейронах, о нейронной теории, о делении нервной клетки, а также о кровообращении в аспекте взаимосвязи со структурными образованиями.

Освещены основные вопросы цитоархитектоники, миелоархитектоники коры больших полушарий и современные представления о системе анализаторов и отдельных анализаторов.

Особое значение приобретают в настоящее время современные представления о нейроне и межнейрональных связях. Здесь обобщаются исследования автора за последние 15—20 лет, а также данные советских и зарубежных исследователей по этим вопросам. Эти материалы являются результатом изучения наиболее интимных морфологических, электрофизиологических свойств нейронов и межнейрональных связей в норме и патологии. Рассматриваются экспериментальные исследования автора и его сотрудников по межнейрональным связям (синапсам) в норме и патологии. При изучении интимных механизмов строения, функции межнейрональных связей особое внимание уделено структурным образованиям (шипикам), при помощи которых осуществляется контакт между отдельными нервными элементами — аксосоматическими и аксодендритическими связями.

Значительное место в работе отводится современным представлениям электроэнцефалографических исследований структуры и функции. Это объясняется тем, что метод отведения и регистрации биотоков мозга в настоящее время является одним из наиболее существенных методов исследования свойств нервной системы. В книге приводятся основные методические приемы записи электроэнцефалограмм, а также теоретическая расшифровка различных форм колебаний в комплексе с морфологическими структурами отдельных областей мозга. Здесь, так же как и в других главах, обобщены собственные исследования автора, а также электрофизиологические исследования советских и зарубежных ученых по этим вопросам.

В отдельном разделе приводятся обобщающие данные советских и зарубежных авторов по биохимическим и биогистохимическим исследованиям структурных образований центральной нервной системы.

Большое внимание в книге уделяется проблеме локализации функций. Обобщаются современные данные морфологии, экспериментальной физиологии и клиники нервных болезней. В проблеме локализации функций показана связь между уровнем теоретических представлений о сложных процессах высшей нервной деятельности и клинической практикой мозговых заболеваний. В разработке этой проблемы выражается связь между клинической семиотикой и топической диагностикой. Показана неправомерность и ошибочность воззрений как узкого локализационизма, так и эквипотенциализма в понимании динамических процессов локализации функций на основе современных нейрофизиологических экспериментальных исследований и клинических наблюдений. Комплексное морфофизиологическое и клиническое изучение проблемы локализации функций является основным положением правильного решения



этой сложной проблемы в аспекте как теоретических, так и практических для клиники нервных и психических заболеваний.

Особенностью настоящего труда и каждого его раздела является попытка рассматривать обсуждаемые вопросы в комплексном аспекте морфологического, физиологического и клинического наблюдения.

В изучении мозга больше, чем в какой-либо другой области медицины, выражаются философские мировоззрения исследователей, их концепций по основному вопросу материи и сознания. Автор рассматривает основные положения естественнонаучных данных изучения структуры и функции мозга с позиций диалектического материализма и подвергает критике идеалистические и вульгарно-материалистические концепции ряда исследователей по этим вопросам.



ности объективного, подлин-  
ческих закономерностей в  
И. П. Павлова в науке  
научные воззрения на п  
как правило, при обсужде  
ческие и механистические  
развитие изучения этих п  
из тупика, в котором нах  
дела, — говорил И. П. Па  
тия вернулась и здесь на  
дать в таком случае? П  
центральной нервной сист  
примеру, каким она по  
точно сопоставлять изме  
им изменениями в живот  
отношений»<sup>1</sup>.

Биологической особ  
нация функций организм  
внутренней средой в да  
нервной системы весьма  
координацию кровообра  
цессов, биохимические и  
эти процессы оказывают  
Известно, что морфологи  
системы зависит от цирку  
И. П. Павлов. По  
стр. 113.



## ВВЕДЕНИЕ

Учение И. П. Павлова доказало существование возможности объективного, подлинно материалистического изучения физиологических закономерностей высшей нервной деятельности. Известно, что до И. П. Павлова в науке отсутствовали последовательные естественнаучные воззрения на поведение и психику животных и человека и, как правило, при обсуждении этих вопросов высказывались идеалистические и механистические концепции, которые задерживали дальнейшее развитие изучения этих проблем. И. П. Павлов определил путь выхода из тупика, в котором находилась наука о мозге. «При таком положении дела, — говорил И. П. Павлов, — здравый смысл требует, чтобы физиология вернулась и здесь на путь естествознания. Что же она должна делать в таком случае? При исследовании деятельности высшего отдела центральной нервной системы ей надлежит остаться верной тому же примеру, каким она пользуется при изучении низшего отдела, т. е. точно сопоставлять изменения во внешнем мире с соответствующими им изменениями в животном организме и устанавливать законы этих отношений»<sup>1</sup>.

Биологической особенностью нервной системы является координация функций организма в зависимости и взаимосвязи с внешней и внутренней средой в данных конкретных условиях. Эта координация нервной системы весьма многообразна. Нервная система осуществляет координацию кровообращения, лимфообращения, метаболических процессов, биохимические и физические процессы и т. д. В свою очередь эти процессы оказывают воздействие на деятельность нервной системы. Известно, что морфологическое и функциональное состояние нервной системы зависит от циркуляции в организме крови и лимфы, от внутрен-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 1. М.—Л., 1951, стр. 115.



ней секреции, от газового состава крови и т. д. Эти факторы влияют на физиологические взаимоотношения механизмов нервной деятельности и меняют реакцию нервной системы на те или другие воздействия на организм. Например, накопление в крови углекислоты прямо действует на так называемый дыхательный центр, кровь с повышенной температурой — на нервные центры, регулирующие температуру организма. В то же время процессы изменения температуры крови, процессы дыхания и т. д. в свою очередь находятся под постоянным регулирующим влиянием высших отделов центральной нервной системы, включая и кору головного мозга. Не менее сложны и многообразны реакции организма, осуществляемые с помощью нервной системы, на раздражения, поступающие из внешней среды. Эти реакции требуют точной и координированной работы различных мышц.

Следовательно, в основе деятельности нервной системы должен лежать какой-то общий принцип, позволяющий ей координировать и направлять течение самых разнообразных процессов живого организма, получая в то же время непрерывную информацию из внутреннего и внешнего мира. Вопросу о том, что же представляет собой этот принцип и какие структурные механизмы лежат в его основе, было посвящено большое количество исследований русских и зарубежных ученых.

Значительную роль в исследовании деятельности мозга сыграли такие ученые, как Шеррингтон (Sherrington), изучавший механизм координационных отношений и выдвинувший понятие об интегративной деятельности центральной нервной системы, Дюссер де Баренни (Dusser de Barren), исследовавший характер взаимосвязи и взаимодействия между различными мозговыми структурами, и ряд других.

Одним из выдающихся достижений неврологической науки XIX века было описание структуры и функции спинномозгового рефлекса как ответной реакции животного на падающее на него раздражение [Холл (Holl), Н. М. Якубович, Шеррингтон]. Несмотря на то что описание рефлекса было сделано знаменитым французским философом и математиком Рене Декартом XVII века, физиологи XIX века, анализируя с позиций рефлекса элементарные проявления жизнедеятельности организма, не распространили этот принцип на наиболее сложные формы поведения животных и человека.

Вопросы взаимоотношений «психического» и «физиологического» были поставлены уже отцом русской физиологии И. М. Сеченовым, который в своем замечательном труде «Рефлексы головного мозга» писал о детерминизме, полагая, что каждое явление в организме имеет причину, близкую или отдаленную, и рефлекторный эффект как ответ на эту причину. Известно, что на основе этих идей возникло и получило свое творческое развитие в трудах С. П. Боткина и И. П. Павлова учение о нервизме.

В основе этой рефлекторной теории лежат три принципа точного научного исследования: «... во-первых, принцип детерминизма, толчка, повода, причины для всякого данного действия, эффекта; во-вторых, принцип анализа и синтеза, т. е. первичного разложения целого на части, единицы и затем снова постепенного сложения целого из единиц элементов и, наконец, принцип структурности, т. е. расположения действия силы в пространстве, приурочение динамики к структуре»<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 2. М.—Л., 1951, стр. 164.



Неоспоримой заслугой И. П. Павлова является то, что он не только распространил учение о рефлексе на всю нервную систему, начиная от низших и кончая самыми высшими ее этажами, и экспериментально доказал рефлекторную природу всех без исключения форм жизнедеятельности организма, но и открыл основу наиболее сложных поведенческих реакций животных — временную связь между организмом и средой.

Согласно мнению И. П. Павлова, что простая форма деятельности нервной системы, которая является постоянной, прирожденной, видовой и для формирования структурных предпосылок которой не требуется специальных условий, должна быть обозначена безусловным рефлексом.

Кроме этой врожденной, постоянно действующей безусловнорефлекторной деятельности, существуют приобретаемые в течение индивидуальной жизни животного временные связи между организмом и средой. Возможность приобретения временных связей позволяет организму устанавливать многочисленные и сложнейшие отношения с внешней средой. Эту форму рефлекторной деятельности организма в отличие от безусловнорефлекторной деятельности И. П. Павлов назвал условнорефлекторной. В «Двадцатилетнем опыте» И. П. Павлов дает исчерпывающее определение безусловных и условных рефлексов, считая, что постоянную связь внешнего агента с ответной на него деятельностью организма законно назвать безусловным рефлексом, а временную — условным рефлексом.

В дальнейшем отечественные ученые (Л. А. Орбели, 1949, 1958; Х. С. Коштыянец, 1957; Д. А. Бирюков, 1958; Л. Г. Воронин, 1957; А. А. Волохов, 1951, 1959; А. И. Карамян, 1956; Г. А. Образцова, 1961, и др.) установили ряд общих и частных закономерностей развития рефлекторных реакций в онто- и филогенезе.

Сложные преобразования рефлекторных актов, отражающие эволюцию нервной деятельности, отчетливо можно видеть на примере становления и развития врожденных рефлексов в эмбриогенезе и раннем постнатальном онтогенезе. По данным А. А. Волохова (1951), формирование и развитие рефлекторных реакций в онтогенезе представляет собой сложный процесс, в основе которого лежит непрерывное взаимодействие возбудительного и тормозного процессов, разыгрывающихся в различных структурах нервной системы. Это развитие протекает в виде последовательного проявления характерных фаз рефлекторной деятельности, каждая из которых обусловлена морфологическим и функциональным созреванием определенных отделов центральной нервной системы. При этом позже созревающие отделы уже в раннем онтогенезе оказывают регулирующее (тормозящее) влияние на функции ранее сформировавшихся отделов нервной системы.

А. А. Волоховым было показано, что у плодов млекопитающих в ходе развития последовательно выявляются: 1) фаза первичных двигательных рефлексов в виде локальных движений головы и передних конечностей на кожное раздражение; в осуществлении ее участвуют рефлекторные дуги, замыкающиеся через центры тройничного нерва в продолговатом мозгу, и шейное утолщение спинного мозга; 2) фаза первичной генерализации рефлексов в виде быстрых обобщенных движений головы, туловища и конечностей на раздражение любого участка кожи; в осуществлении ее принимают участие рефлекторные дуги, замыкающиеся через более обширные области спинного и продолговатого мозга;



3) фаза вторичной генерализации рефлексов в виде тонических, медленно протекающих движений головы, туловища и конечностей на любое раздражение кожи; в осуществлении этой фазы участвуют рефлекторные дуги, образуемые афферентными экстероцептивными и проприоцептивными и замыкающиеся на уровне продолговатого и среднего мозга; 4) фаза специализаций двигательных реакций в виде постепенно формирующихся сложных специализированных рефлексов, среди которых выделяются сосательный, глотательный, умывательный, чесательный, отряхивательный, лизательный, оборонительный с конечностями, шейный тонический на конечности, лабиринтный на положение тела и другие рефлексy; в осуществлении этой фазы, продолжающей формирование и в постнатальный период, принимают участие афферентные части кожного, двигательного и вестибулярного анализаторов, спинной мозг, стволые и подкорковые образования головного мозга, и, возможно, кора больших полушарий. Факт строгой приуроченности онтогенетического развития нервной деятельности в ранний период к формированию структур нервной системы показан в работах Е. И. Калининой (1956) и С. А. Троицкой (1958). Развитие врожденной нервной деятельности в эмбриогенезе и раннем постнатальном онтогенезе человека принципиально сходно с таковым млекопитающих животных (М. Минковский, 1928; Е. Л. Голубева и сотрудники, 1959). При этом в период после рождения происходят все большее усложнение и специализация врожденных рефлексов и появление ряда новых рефлексов (ориентировочно-исследовательского, игрового, полового и др.).

И. П. Павлов указывал, что для уравнивания организма с многообразными влияниями внешней среды одних безусловных связей недостаточно, необходимо дополнение их условными рефлексами, временными связями. Поэтому полное и строго научное изучение онто- и филогенеза функций головного мозга стало возможным в результате создания И. П. Павловым метода условных рефлексов.

Начало экспериментальному изучению закономерностей развития в онтогенезе условных рефлексов у человека и животных было положено работами Н. И. Красногорского (1907) и И. С. Цитовича (1910), выполненными под руководством И. П. Павлова. Последующие работы на детях (А. Г. Иванов-Смоленский, 1930; Н. М. Щелованов, 1939; Н. И. Касаткин, 1948, и др.) и животных (В. А. Трошихин, 1952, 1957; А. А. Волохов и сотрудники, 1954, 1959; А. Д. Слоним и сотрудники, 1958; Л. Г. Воронин, 1958; Г. А. Образцова, 1956, 1961, и др.) дали возможность установить общие черты и различия в сроках формирования и возрастных особенностях развития высшей нервной деятельности у человека и животных.

Общей закономерностью является следующее: чем моложе организм, тем труднее образуется условный рефлекс, тем меньшей прочностью он обладает. Сроки выработки условных рефлексов на любой раздражитель в значительной степени зависят от того, на базе какого врожденного рефлекса они вырабатываются. Как правило, пищевые двигательные условные рефлексы образуются в онтогенезе раньше, чем оборонительные. При этом пищевые условные рефлексы возникают в более ранние сроки с филогенетически более древних анализаторов (обонятельного, кожного, вестибулярного), нежели с филогенетически более молодых анализаторов (слухового, зрительного).



Общей закономерностью является также то, что со всех анализаторов (кожного, вестибулярного, обонятельного, слухового, зрительного) раньше в онтогенезе возникает общедвигательный оборонительный условный рефлекс, а позднее специализированный локальный условный рефлекс. Однако в процессе онтогенеза обнаруживаются определенные различия в сроках упрочения условных рефлексов, особенно тормозных, с различных анализаторов. Так, например, у животных быстрее всего упрочиваются кинестетические и слуховые условные рефлексy, нежели зрительные условные рефлексy. Более раннее укрепление условных рефлексов, образуемых с кинестетического и слухового анализаторов, по сравнению с рефлексами со зрительного анализатора согласуется как с морфологическими, так и биохимическими показателями развития. Известно, что корковые слуховые зоны коры дифференцируются раньше, чем зрительные [С. А. Саркисов, 1929; Хэнт и Голдринг (Hunt и Goldring, 1951); Н. Г. Фельдман, 1955; Е. Г. Школьник-Яррос, 1959], а уровень активности ферментов окислительного обмена, свойственный взрослым, прежде всего достигается в двигательной и слуховой зонах, чем в зрительной [З. Д. Пигарева, 1958; Флекснер (Flexner, 1960)].

Возрастные различия в скорости формирования и упрочения условных связей в большей степени обнаруживаются в отношении тормозных условных рефлексов. По мере роста и развития организма происходит прогрессивное совершенствование процессов внутреннего торможения (дифференцировок, следовых рефлексов, запаздывающего торможения), обеспечивающих повышение уровня аналитико-синтетической деятельности мозга (Б. Д. Быков, 1958; Г. А. Образцова, 1961, и др.). С этим согласуются сравнительно-физиологические данные, показывающие, что элементарные процессы высшей нервной деятельности проявляются более или менее одинаково у животных, стоящих на разных уровнях филогенеза. Различия же между низшими и высшими животными обнаруживаются в том, что последним свойственны более сложные формы нервной деятельности (реакции на комплексные раздражители, аналитико-синтетические процессы), которые у низкоорганизованных животных отсутствуют или выражены в крайне слабой степени (Л. Г. Воронин, 1957).

Процессы формирования условнорефлекторных форм поведения животных и человека в определенной степени отражают закономерности развития безусловнорефлекторной деятельности. Такие компоненты условнорефлекторного поведения, как пассивно-оборонительный рефлекс, стадия генерализованных неспецифических реакций, имеют ту же последовательность и такой же характер, как безусловные реакции в период эмбриогенеза и раннего постнатального онтогенеза. Последовательность развития различных фаз рефлекторной деятельности в онтогенезе, в частности переход от локальных к диффузным и затем к специализированным реакциям, несомненно отражает те стадии развития нервной деятельности, которые проходит нервная система в ходе филогенетической эволюции (А. А. Волохов, 1951; Г. А. Образцова, 1961).

Материалистические идеи о природе высшей нервной деятельности животных и человека встретили враждебное отношение среди ученых и исследователей, державшихся за тот твердо укоренившийся предрассудок, согласно которому душа и тело представляют собой нечто отдельное друг от друга. Эти исследователи, находившиеся в плену антинауч-



ных воззрений, полагали, что существует особый душевный мир, не подчиняющийся законам естествознания и не познаваемый методами науки.

Следует отметить, что в понимании этого вопроса имеются большие разногласия и идеалистические извращения. Например, Прибрам (Pribram) опубликовал статью «К теории физиологической психологии», в которой, ссылаясь на исследования Гранита (Granit), он приходит к выводу о независимости деятельности рецепторов от внешней среды. Если развивать последовательно точку зрения Гранита и Прибрама, то поневоле нужно принять положение позитивизма, что наши ощущения не есть «субъективные образы объективного мира», а лишь прихотливые символы, идущие от наших «спонтанно» действующих рецепторов.

Хорошо известно, какую большую роль для правильного отражения внешнего мира играет состояние нервных образований, воспринимающих внешние стимулы. Уже в работах Гельмгольца было ясно показано как при изменении функционального состояния рецептора искажается ощущение.

Разряды возбуждения, которые периодически возникают в рецепторах под влиянием событий, разыгрывающихся в нервных клетках поддерживают определенный уровень возбудимости нервного субстрата. Эти процессы являются одним из механизмов, обеспечивающих нормальную функциональную организацию чувствительных образований. Одновременно они поддерживают непрерывную активацию бодрствующего мозга. Разряды такого типа отличаются от вспышек возбуждения рядом физиологических параметров, возникающих в тех же рецепторах под влиянием внешней стимуляции. Однако они также детерминированы раздражениями действующими на рецептора из внешней или внутренней среды организма. Эта детерминированность не проявляется так прямо, как в случае действия внешнего стимула, а является более сложно обусловленной.

Обсуждение этой проблемы особенно ярко показывает всю глубину связей, существующих между физиологическими и философскими толкованиями. Представление о «спонтанной» активности рецепторов было использовано некоторыми зарубежными исследователями (Р. Гранит, К. Прибрам) для обоснования идеалистических концепций, в которых ошибочно акцентировалась роль «спонтанной» активности рецепторов. Этот факт еще раз подтверждает, как важно давать физиологическим данным правильную философскую интерпретацию, уметь ясно различить между особенностями философского и физиологического рассмотрения вопросов. Именно это строгое различие между философским и физиологическим подходом к оценке механизма мозговой деятельности особенно ярко выступает при оценке значимости рефлексорной теории.

На всесоюзном совещании по философским вопросам физиологии высшей нервной деятельности и психологии, состоявшемся летом 1962 г. в Москве, неоднократно напоминалось, что было бы глубоко ошибочно отождествлять представления о рефлексе, сложившиеся в школе Шеррингтона и в работах павловской школы. Не останавливаясь сейчас на характеристике этих различий, мы напомним только, что момент, который наиболее характерен для взглядов последователей идей Шеррингтона, является отрицание правомерностей рефлексорного истолкования высших, наиболее сложных форм психической деятельности. Идея рефлекса продуктивна, по мнению школы Шеррингтона (и то лишь в некоторых



частных аспектах), как средство раскрытия природы низшей нервной деятельности.

Нельзя забывать слова И. П. Павлова, который, говоря о старом, простом представлении рефлекса, подчеркивал, что «... уже пора из первобытной формы перейти в другую, несколько более сложную вариацию понятий и представлений... Вот почему для меня, — писал И. П. Павлов, — вся рефлексорная дуга представляется распадающейся на следующие три главные части: первая часть начинается со всяческого натурального конца центростремительного нерва и кончается в мозгу воспринимающей клеткой; эту часть рефлексорной дуги я предлагаю называть и представлять себе в качестве анализатора, потому что задача этой части и заключается в том, чтобы **весь мир влияний** (подчеркнуто нами. — С.С.), подающихся извне на организм и его раздражающих, разлагать, и чем выше животное, тем разлагать подробнее и тоньше. Это первая часть. Затем идет следующая часть, которая должна соединять мозговой конец этого анализатора с исполнителем, рабочим аппаратом. Эту часть натурально называть **замыкательным** аппаратом (подчеркнуто нами. — С.С.). Затем третью часть придется называть исполнительным или рабочим аппаратом. Вот в каком виде мне представляется сейчас этот нервный путь старой рефлексорной дуги»<sup>1</sup>.

Успехи в области объективного исследования высшей нервной деятельности опровергли антинаучные идеалистические воззрения в науке о мозге и открыли широкий путь для новых творческих изысканий в изучении сложных процессов физиологии и патофизиологии высшей нервной деятельности, психики.

Известный американский философ Уэллс (Wells) в своей книге «Павлов и Фрейд» пишет о том, что человечество в течение тысячелетий приучали смотреть на психику как на какое-то явление, лежащее за пределами природы. Такой взгляд на явления «душевного мира» неизбежно приводил и приводит к путанице и мистике, несовместимым с научным мышлением. Уэллс пишет: «Павлов сделал очень много для того, чтобы лишить психику таинственности, в то время как Фрейд фактически углублял и усложнял эту таинственность»<sup>2</sup>.

Естествоиспытатель, изучая деятельность высших животных, всегда наблюдает внешнюю их реакцию на явление окружающей природы. При объяснении того, что представляет собой эта реакция, какие механизмы лежат в ее основе, исследователь не должен пользоваться какими-либо иными источниками, кроме воздействия внешней природы. Всякая попытка истолковать поведение животного с точки зрения мотивов и побуждений, которые определяют поведение человека, неизбежно приводит исследователя к субъективистским домыслам и спекуляциям.

Уместно вспомнить замечательные слова И. М. Сеченова о том, что «среда, в которой существует животное, и здесь оказывается фактором, определяющим организацию... Отсюда уже ясно следует, что в длинной цепи эволюции организмов усложнение организации и усложнение действующей на нее среды являются факторами, обуславливающими друг друга. Понять это легко, если взглянуть на жизнь как на

<sup>1</sup> И. П. П а в л о в. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 1. М.—Л., 1951, стр. 109—110.

<sup>2</sup> Г. У э л л с. Павлов и Фрейд. М. Издательство иностранной литературы, 1959, стр. 603.



согласование жизненных потребностей с условиями среды: чем больше потребностей, т. е. чем выше организация, тем больше и спрос от среды на удовлетворение этих потребностей»<sup>1</sup>.

Однако важно подчеркнуть, что если в животном мире детерминированность процессов в организме в его высшей нервной деятельности обусловлена биологическими явлениями, то мозговая деятельность человека детерминирована в значительной мере социальными причинами.

Большой заслугой И. П. Павлова также является создание учения об анализаторах, под которыми он понимал функциональную систему, воспринимающую и анализирующую поступающие из внутреннего и внешнего мира раздражения. Морфологическим субстратом анализатора являются рецепторы (окончания нервов), воспринимающие раздражения, проводники (нервы и проводящие пути) и ядро анализатора, которое оканчивается в коре головного мозга, имеющей отдельные его образования, расположенные в самых различных частях коры и, по-видимому, играющие большую роль в компенсации функции при поражении ядра.

Развитие и постепенное дифференцирование анализаторов обеспечиваются в первую очередь взаимосвязью организма с окружающей средой. Они получают также раздражения и из внутренней среды организма. Под постоянным действием внешних и внутренних раздражений анализаторы становятся высшими координирующими «центрами», «аппаратами» нервной системы.

Развитие учения об анализаторах не может осуществляться без детального изучения их структуры и их структурных связей с различными образованиями мозга. В этом отношении большое значение имеет учение о проводящих путях и центрах, основоположниками которого являются немецкий невролог Штиллинг (Stilling) и венский гистолог Тюрк (Türk), Флексиг (Flechsig), Говерс (Gowers) и В. М. Бехтерев. Сравнительно недавно нейрофизиология обогатилась данными о тонком строении проводящих путей в центральной нервной системе. Большая заслуга здесь принадлежит известному английскому физиологу Экклсу (Eccles).

В изучение структурных образований коры, подкорки, стволовых структур и мозжечка внес много существенно нового В. М. Бехтерев. В своих классических работах «Проводящие пути спинного и головного мозга» и «Основы учения о функциях мозга» В. М. Бехтерев уточнил расположение задних корешков и их расчленение на отдельные группы клеточных структур задней части заднего рога. Им были описаны некоторые новые пучки в спинном мозгу и довольно подробно изучена сетевидная формация. В. М. Бехтерев также описал ряд нервных пучков и ядер в мозговом стволе; некоторые из них, как, например, ядро вестибулярного нерва, центральный путь покрышки, носят его имя. В. М. Бехтерев установил связи полушарий мозжечка с варолиевым мостом и полушариями большого мозга.

Исследования В. М. Бехтерева значительно обогатили наши представления о структурных и функциональных особенностях мозга и стали достоянием мировой неврологической науки.

<sup>1</sup> И. М. Сеченов. Элементы мысли. Избранные философские и психологические произведения. М., 1947, стр. 414—415.



На современном этапе развития морфологии мозга задача исследователей заключается не только в изучении отдельных нервных образований и их связей, но и в установлении в эволюционном аспекте систем и связей определенных структурных и функциональных образований и познании морфофизиологических корреляций корковых, подкорковых и периферических образований нервной системы.

Для правильного представления о корково-подкорковых функциональных взаимоотношениях необходимо знакомство с их анатомическими связями.

Большое значение для понимания координационной роли нервной системы и, в частности, коры головного мозга имеет изучение структуры и функции рецепторного аппарата. Достижения в этой области в большой степени связаны с трудами русских неврогистологов (А. О. Догель, Б. И. Лаврентьев, Н. Г. Колосов, И. Ф. Иванов), которые описали многие рецепторы внутренних органов, различающихся по виду и сложности строения.

В области периферической нервной системы важное место занимают работы Б. С. Дойникова, широко известного своими исследованиями по сравнительной неврогистологии и архитектонике нерва, и в особенности работы по структуре вегетативной нервной системы Б. И. Лаврентьева, соискавшие всеобщее признание.



для подлинно материалистичес-  
ческой локализации функций. В  
вом и индивидуальном развитии  
структуре будет различным по  
тральной нервной системы, тем  
прочивания функции к структуре.

Изучить строение нервной  
значит проследить все особен-  
развития нервной системы, дос-  
задачи у человека. При этом сле-  
системы в животном мире опре-  
жающей средой, т. е. биологиче-  
ние определяется не только по-  
условиями его социальной сре-  
системы человека «повторяет»  
чая характерные особенности  
которые можно обнаружить да-  
вия.

Центральная нервная  
медуллярной ткани. В перифе-  
рии

Изучить строение нервной системы, особенности развития нервной системы, функции нервной системы у человека. При этом следует учитывать влияние окружающей среды, т. е. биологические условия его жизни. Социальные условия жизни человека «повторяют» характерные особенности поведения, которые можно обнаружить в Центральная медулярная ткань. В...

В процессе развития мозг (за  
который формируются из самого ра  
средних пузырей. Сначала моз  
включают пять пузырей (рис. 1)  
и, в стороны выпячиваются. Оста  
образует медуллярный



## ОБЩИЕ ВОПРОСЫ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА

«Приурочение динамики к структуре» явилось основой для подлинно материалистической научно обоснованной теории динамической локализации функций. На разных ступенях филогенеза, в видовом и индивидуальном развитии организма приурочивание функции к структуре будет различным по сложности. Чем выше организация центральной нервной системы, тем сложнее механизмы локализации и приурочивания функции к структуре.

Изучить строение нервной системы в эволюционном аспекте — это значит проследить все особенности, которые характеризуют историю развития нервной системы, достигающей наивысшей сложности организации у человека. При этом следует помнить, что если развитие нервной системы в животном мире определяется его взаимоотношением с окружающей средой, т. е. биологическими факторами, у человека это положение определяется не только причинами биологического порядка, но и условиями его социальной среды. Индивидуальное развитие нервной системы человека «повторяет» этапы своего видового развития, включая характерные особенности, свойственные человеческому мозгу, которые можно обнаружить даже в ранних стадиях зародышевого развития.

Центральная нервная система развивается из так называемой медуллярной трубки.

В процессе развития медуллярная трубка дифференцируется на ряд отделов: спинной мозг (задний отдел трубки) и головной мозг, который формируется из самого переднего ее отдела путем образования мозговых пузырей. Сначала развиваются три пузыря — передний мозг, средний мозг и ромбовидный мозг. В дальнейшем из этих трех пузырей возникают пять пузырей (рис. 1). Из переднего мозга, или проэнцефалона, в стороны выпячиваются два пузыря, образующих конечный мозг, или телэнцефалон. Оставшаяся неразделенной часть переднего мозга образует межоточный мозг, или диэнцефалон. Одновременно ромбовид-



ный мозг делится на два пузыря: задний мозг, или метэнцефалон, переходящий кпереди в средний мозг, и на миелэнцефалон, переходящий в спинной мозг. В дальнейшем развитии конфигурация головного мозга меняется и усложняется. Из конечного мозга развиваются большие полушария — кора с подлежащим белым веществом, центральные подкорковые узлы. Из межзачаточного мозга образуются зрительный бугор,

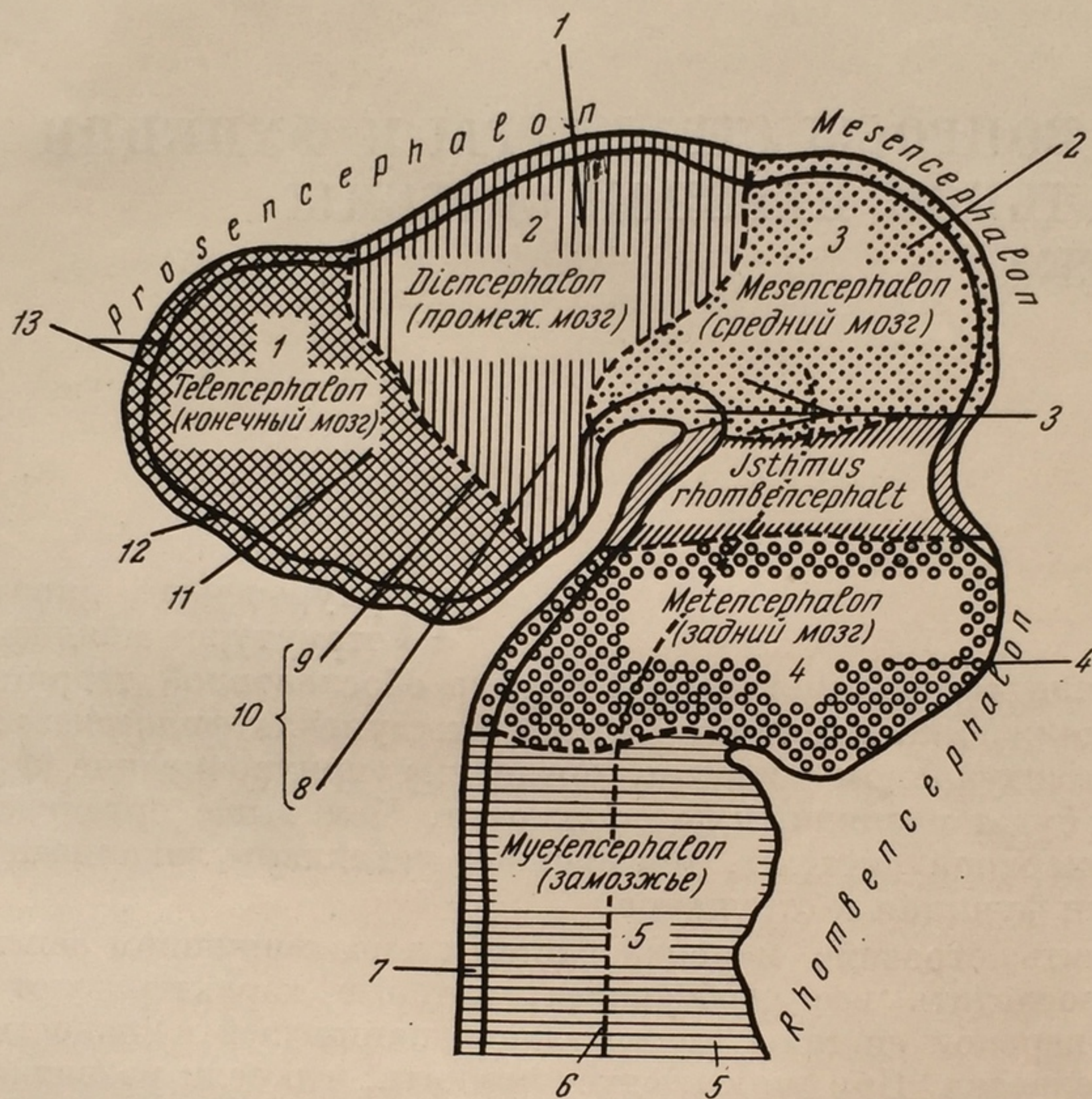


Рис. 1. Мозговые пузыри человеческого зародыша. Стадия трех пузырей, переходящая в стадию пяти пузырей.

1 — Thalamus; 2 — Corpora quadrigemina; 3 — Pedunculus cerebri; 4 — Cerebellum; 5 — Pars dorsalis myelencephali; 6 — Sulcus lemitans; 7 — Pars ventralis myelencephali; 8 — Pars mamillaris; 9 — Pars optica; 10 — Eupothalamus; 11 — Corpus striatum; 12 — Rhinencephalon; 13 — Pallium.

надбугорная, подбугорная, забугорная области; из среднего мозга — ножки мозга, четверохолмие; из заднего мозга — варолиев мост, из миелэнцефалона — продолговатый мозг; из задней стенки всего ромбовидного мозга образуется мозжечок. Задняя часть медуллярной трубки образует спинной мозг.

Полость конечного мозга превращается в боковой желудочек; полость межзачаточного мозга — в III желудочек, который соединяется с боковыми желудочками посредством монроева отверстия. Полость среднего мозга суживается и образует силвиев водопровод, соединяющий III и IV желудочки; IV желудочек образуется из полости ромбовидного мозга (полость заднего мозга и миелэнцефалона). Постепенно суживаясь, IV желудочек переходит в спинномозговой канал.



Межуточный, средний и задний мозг и миелэнцефалон образуют в совокупности ствол мозга. Наибольшего развития у человека достигают полушария большого мозга, которые постепенно покрывают собой средний мозг и варолиев мост, что вполне оправдывает название больших полушарий — «плащ» (pallium).

Связь центральной нервной системы с окружающей средой происходит посредством периферических нервных волокон.

Периферические нервные волокна, которые направляют импульсы в центральную нервную систему, образуют афферентные, чувствительные нейроны. Все клетки, дающие начало чувствительному нерву, лежат вне центральной нервной системы. Структурные образования, на которые падают раздражения внешней и внутренней среды организма и которые являются дистальными концами чувствительных нервов, называются рецепторами. Рецепторы представляют периферическую часть анализаторов. Те нервные волокна, которые передают импульсы от центральной нервной системы к периферии, составляют эфферентные двигательные, периферические волокна.

Структурные образования, в которые направляются импульсы по эфферентным нервным волокнам, находятся в мышцах, железах, сухожилиях и др. (эффекторы).

Значительное количество многообразных форм нейронов, расположенных в центральной нервной системе и не имеющих прямого контакта с периферией, обозначается как центральные, или интермедиальные, нейроны. Их деятельность находится в зависимости от внешних и внутренних раздражений от физиологических процессов в центральной нервной системе.

Импульсы, проводимые нервными волокнами, могут быть возбуждающими или усиливающими мышечную и секреторную деятельность или, наоборот, ослабляющими, уменьшающими или полностью тормозящими эту деятельность.

Интимная природа и тонкие нейрональные механизмы, лежащие в основе этих влияний, являются предметом многочисленных исследований, использующих различные морфологические и физиологические методики.

Наиболее научно обоснованным является сейчас представление, согласно которому возбуждение и торможение разрядом в отдельного нейрона связано с деполяризацией или гиперполяризацией мембраны нервной клетки (П. Г. Костюк, 1963).

Многообразие нейронных связей наиболее ярко выявляется в подкорковых образованиях и особенно в коре больших полушарий. Их изучение раскрывает сложные механизмы мозговой деятельности в нормальных физиологических условиях и при патологических изменениях в центральной нервной системе.

Общую структуру и функциональную организацию нервной системы и в особенности центральной нервной системы определяют три фактора.

1. Характер и место распространения воспринимающих аппаратов или рецепторов данного органа или ткани организма.

2. Характер и местоположение нейронов и нервных механизмов, устанавливающих взаимосвязь между афферентными и эфферентными образованиями нервной системы.



3. Характер и распространение эфферентных аппаратов. Существующая тесная и постоянная взаимосвязь между нейронными образованиями во всех частях организма делает условным принятое разделение нервной системы на два отдела — так называемые висцеральную и соматическую системы. Упомянутые системы теснейшим образом связаны между собой как в центральной, так и в периферической нервной системе. Это не исключает, что некоторые реакции по своему характеру могут быть чисто соматическими или чисто висцеральными; в то же время

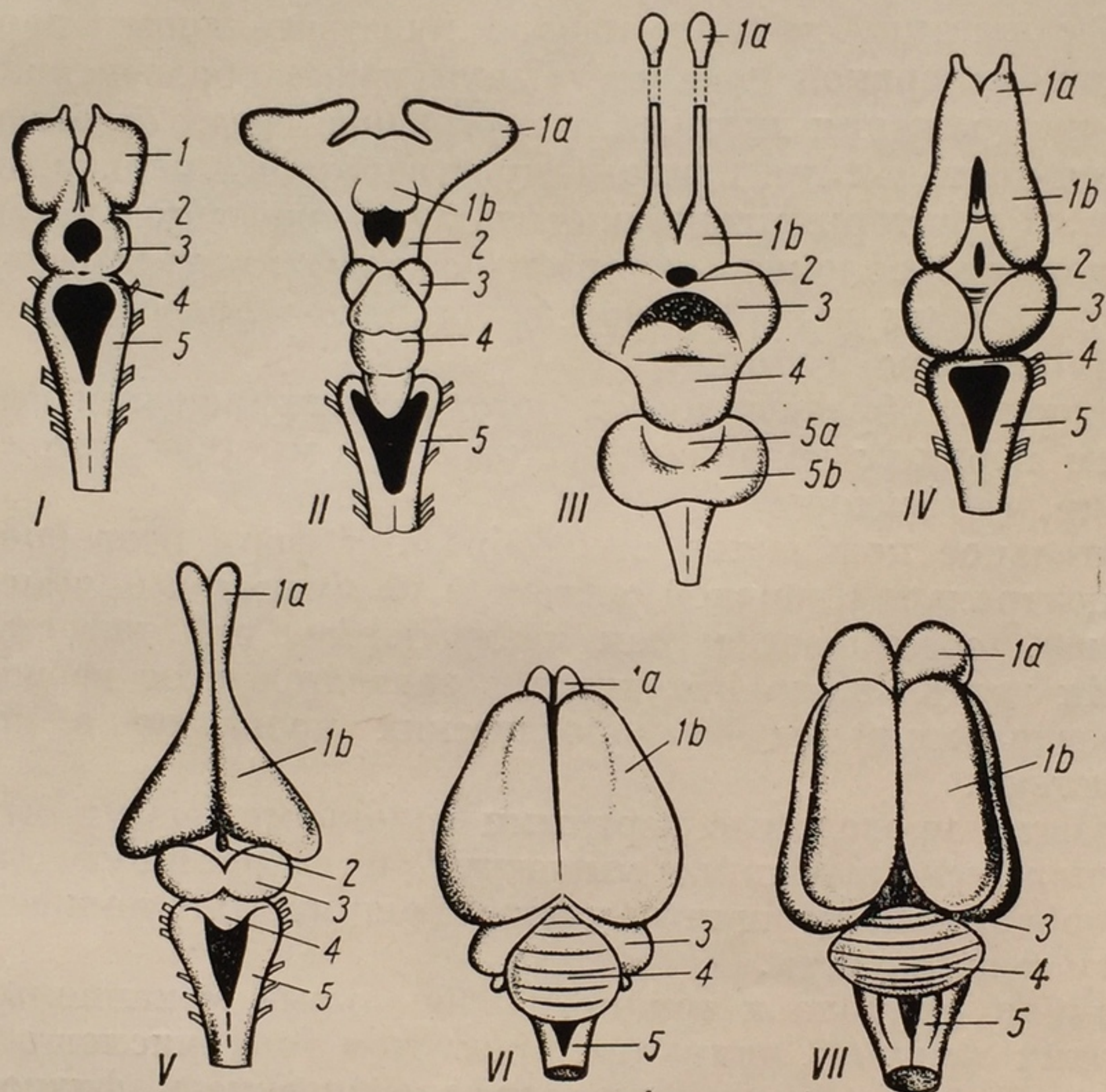


Рис. 2. Внешний вид головного мозга различных позвоночных.

I — циклотомы (круглоротые); II — акула (селахии); III — карп (костистые); IV — лягушка (амфибия); V — ящерица (рептилии); VI — голубь (птица); VII — еж (млекопитающие); 1 — конечный мозг; 1a — обонятельная луковица; 1b — остальная часть полушарий; 2 — промежуточный мозг; 3 — средний мозг; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг; 5a — lobus facialis; 5b — lobus vagi.

в осуществлении механизмов многих реакций принимают участие и тот и другой отдел нервной системы. Например, боль в ноге или руке может сопровождаться сосудистыми или секреторными эффектами и т. д. Это обусловлено тем, что периферическая так называемая вегетативная нервная система, иннервирующая висцеральные органы и состоящая из серии нервных узлов, которые лежат вне головного и спинного мозга, связана с центральной нервной системой и, в частности, с различными системами анализаторов — двигательными, чувствительными и т. д.

У позвоночных животных, отличающихся наибольшим развитием нервной системы, ярко выделяются две части — центральная и периферическая. Передний конец животного, прежде других частей организма



сталкивающийся при движении с окружающей средой, высоко дифференцируется (рис. 2). Здесь находятся сложные органы чувств — периферические концы анализаторов — обоняния, слуха, зрения, вкуса, при помощи которых организм устанавливает связи с окружающей средой и, в частности, осуществляет добывание пищи и самосохранение.

Расположение важнейших анализаторов обуславливает специализацию переднего отдела животного, формирование головного мозга, который получил наивысшее развитие у человека в результате труда, развития речи и социальной обусловленности поведения (рис. 3).

Развитие и постепенное дифференцирование анализаторов усиливаются в первую очередь взаимосвязью организма с окружающей средой; некоторые анализаторы получают импульсы и из внутренней среды организма. Под постоянным действием внешних и внутренних раздражений анализаторы становятся высшими координирующими «центрами», «аппаратами» нервной системы.

Следует подчеркнуть, что весьма сложным этапом эволюции является переход сегментарного строения мозга

в сложные координирующие образования центральной нервной системы. Сегментарная часть спинного мозга прямо и тесно связана с периферическими нервами и соответствующими органами и тканями организма. Изучение эволюции животного мира показывает, что у млекопитающих существенно изменились соотношения и связи центральной нервной системы с периферией. В эволюции животных эти изменения происходят в сторону редуцирования старых образований или усовершенствования их в новые. Эти изменения обусловлены сложными влияниями и взаимоотношениями организма данного вида животного и окружающей среды. Так, например, значительные изменения в структурных образованиях мозга наблюдаются при переходе от водного к наземному образу жизни: жабры с их нервными образованиями в стволе мозга заменяются легкими, деятельность которых реализуется спинным мозгом, хотя и ствольные центры в известной мере продолжают регулировать дыхательные функции: весьма значительные изменения претерпевают нервные механизмы, координирующие и контролируемые движения, в отличие от того, что имеет место у животных с сегментарным механизмом движения. Появляются «спонтанные» движения головы и отдельных конечностей, бинокулярное зрение. Особо следует подчеркнуть развитие и высокую дифференциацию у человека механизмов движения руки как органа трудовой деятельности, а также

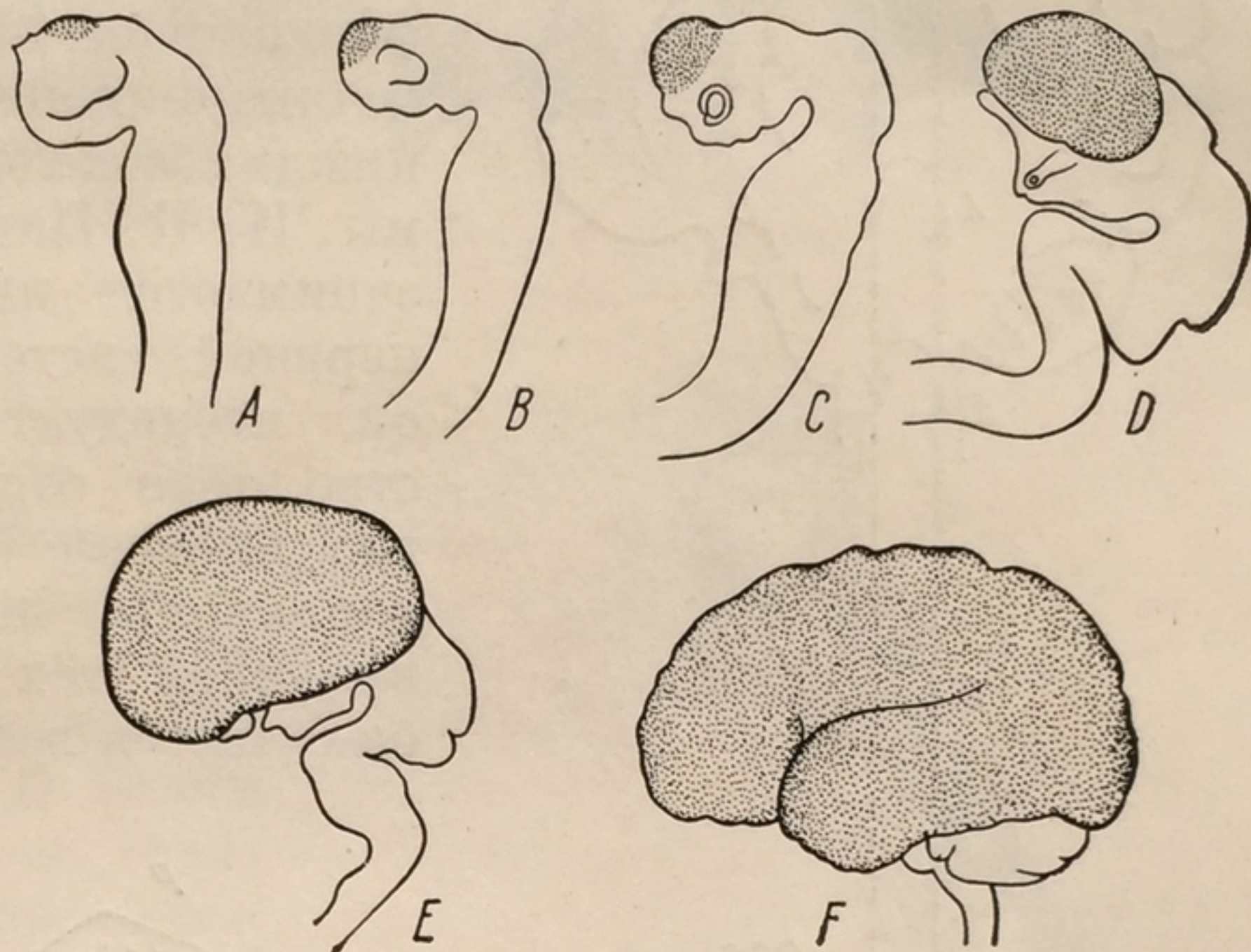


Рис. 3. Боковая поверхность мозга человека в различных стадиях эмбрионального развития (конечный мозг заштрихован).

A — в возрасте двух недель; B — трех недель; C — четырех недель; D — восьми недель; E — шести месяцев; F — мозг взрослого человека (С. Harrick).



механизмов тончайших движений лицевых мышц, движения губ, языка и гортани, необходимые для речи. Таким образом, с осложнением условий жизни и окружающей среды появляются новые механизмы нервной деятельности организма, в основе которых также лежат рефлекторные реакции, но значительно более сложные, чем это имеет место у низших животных. Возникают нервные механизмы для более комплексной координации нервных реакций.

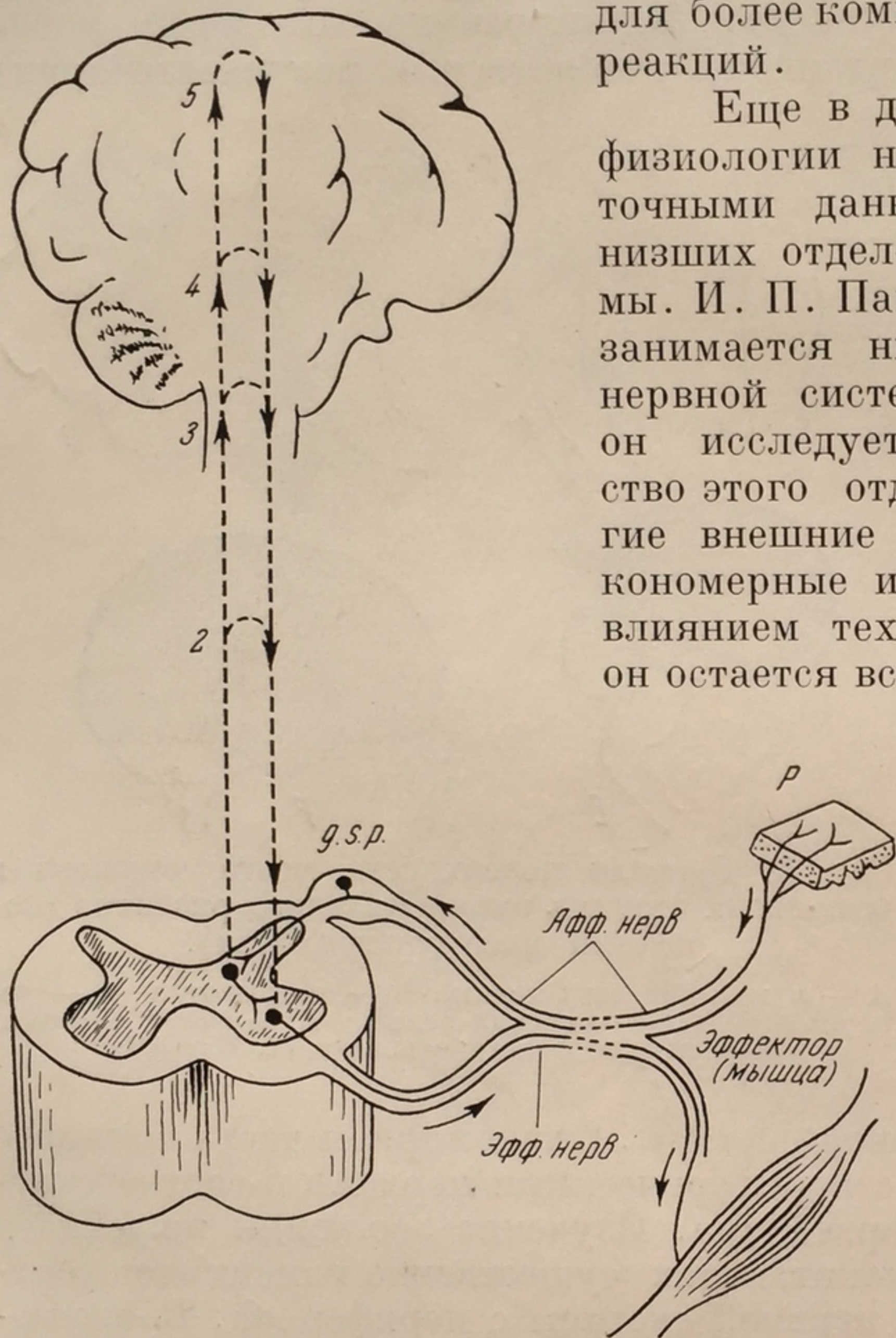


Рис 4. Схема рефлекторной дуги.

Нервные импульсы, возникающие при раздражении рецептора (Р), по афферентным волокнам — «Афф. нерв» (показано лишь одно такое волокно) — идут к спинному мозгу (1) и через вставочный нейрон передаются на эфферентные нервные волокна («Эфф. нерв»), по которым достигают эффектора. Прерывистые линии — распространение возбуждения от низших отделов центральной нервной системы до коры мозга (5) (2, 3, 4). Стрелки показывают влияние высших отделов мозга на эфферентный нейрон.

Простейшая рефлекторная дуга спинного мозга состоит из двух частей, из двух нейронов — чувствительного и двигательного. Принцип организации спинномозговой рефлекторной дуги сохраняется в видовом и индивидуальном развитии животных и человека без особых изменений.

Однако как только исследователи подходили к изучению высших отделов центральной нервной системы, открытие закономерностей их

Еще в допавловский период развития физиологии наука располагала достаточно точными данными о строении и функции низших отделов центральной нервной системы. И. П. Павлов говорил: «Когда физиолог занимается низшим отделом центральной нервной системы, спинным мозгом, когда он исследует, как организм через посредство этого отдела, отвечает на те или другие внешние влияния, т. е. изучает закономерные изменения живого вещества под влиянием тех или других высших агентов, он остается все тем же естествоиспытателем.

Эту закономерную реакцию животного организма на внешний мир, осуществляющуюся при посредстве низшего отдела центральной нервной системы, физиолог зовет рефлексом. Этот рефлекс, как и надо ожидать с естественнонаучной точки зрения, строго специфичен: известное внешнее явление обуславливает только определенные изменения в организме»<sup>1</sup>.

Строение низших отделов центральной нервной системы, в частности строение спинного мозга, наглядно показывает морфологическую систему организации рефлекторной деятельности (рис. 4).

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 1. М.—Л., 1951, стр. 114.



деятельности оказывалось весьма трудной задачей. И. П. Павлов явился творцом физиологии высшей нервной деятельности, и его работы знаменуют новый этап физиологии мозга животных и человека, где «...науку ждут такие же поражающие открытия и с ними такая же чрезвычайная власть над высшей нервной системой, которые не уступят другим приобретениям естествознания»<sup>1</sup>.

В видовом развитии строение спинного мозга не претерпевает качественных изменений. Он состоит из сегментов (у человека 31—32 сегмента), имеющих на всем протяжении спинного мозга в основном одинаковое строение, отличаясь только формой и величиной (рис. 5, 6). По периферии серого вещества расположено белое. В центре серого вещества лежит центральный канал. В клетках передних рогов спинного мозга берут начало передние двигательные корешки, а в задние рога входят задние или чувствительные корешки; в боковых рогах расположены вегетативные ядра (рис. 7). В белом веществе проходят афферентные (чувствительные) и эфферентные (двигательные) волокна кожнодвигательного анализатора. Спинной мозг имеет две функции — проводниковую (осуществляемую белым веществом) и рефлекторную. Рефлексы спинного мозга по

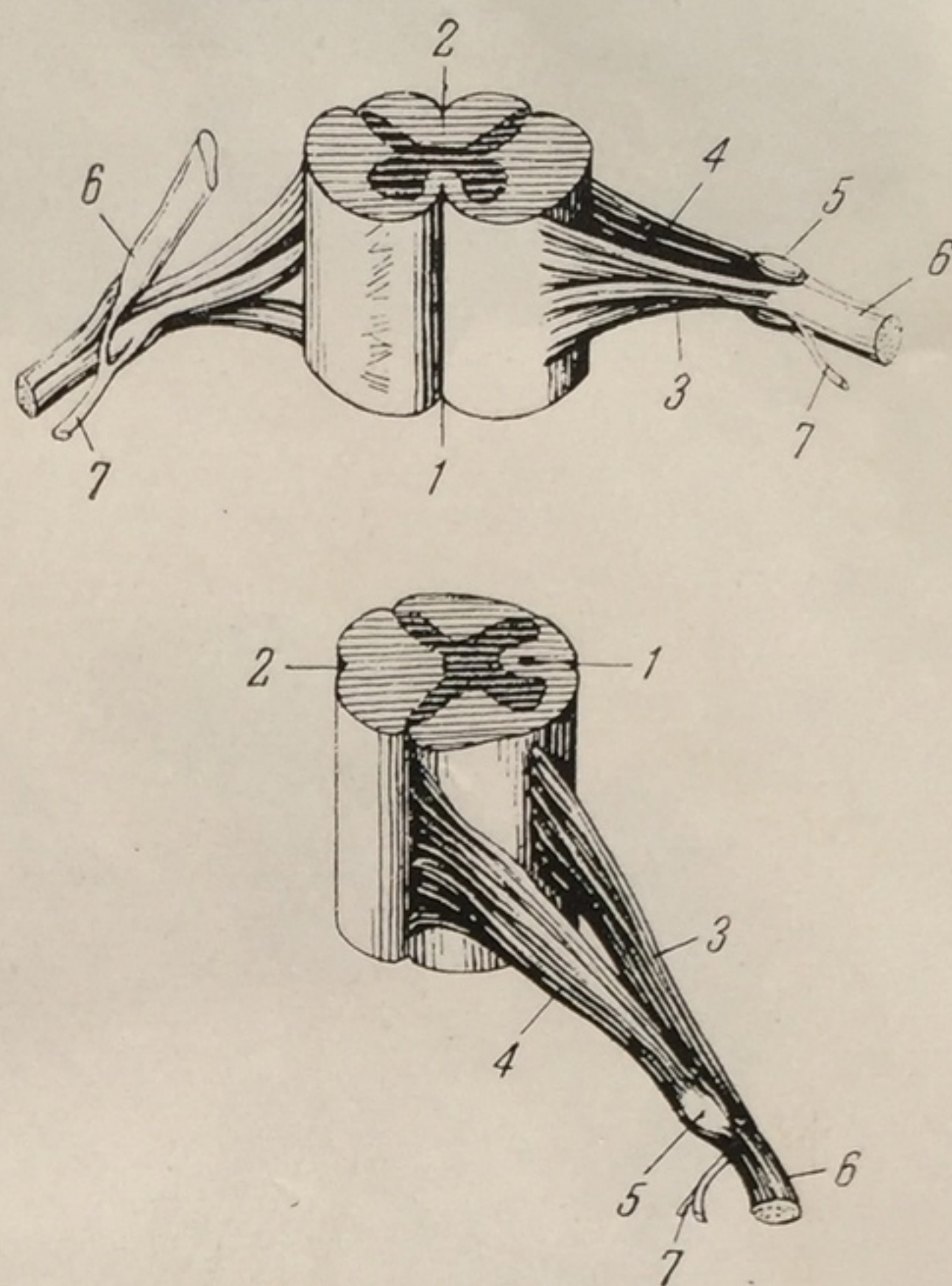


Рис. 5. Сегменты спинного мозга.

А — передняя поверхность; В — боковая поверхность.

своей морфологической структуре просты. Субстратом их являются задние корешки, клетки задних и передних рогов и передние корешки. Кверху спинной мозг без резких границ переходит в ствол мозга.

Мозговой ствол, сохраняя в основном общий со спинным мозгом план строения, во многих отношениях от него отличается. Прежде всего в стволе мозга отсутствует метамерность, т. е. повторение на различных уровнях одного и того же строения, в связи с чем его нельзя разделить на сходные по строению сегменты. Серое вещество мозгового ствола не занимает центрального положения, а располагается в виде обособленных ядер, разделенных белым веществом. Изменения, происходящие в стволе, увеличиваются с изменением формы центральной полости, которая на протяжении ствола меняет свою форму, то расширяясь, то суживаясь. В мозговом стволе появляются новые структурные образования, связанные с более сложными функциональными особенностями деятельности центральной нервной системы (рис. 8).

Мозговой ствол имеет проводниковую и собственную функции.

По своему расположению между спинным мозгом и полушариями большого мозга мозговой ствол является промежуточной инстанцией между ними: в этом стволе проходят из спинного мозга в большой мозг

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Избранные произведения. М., 1951, стр. 204.



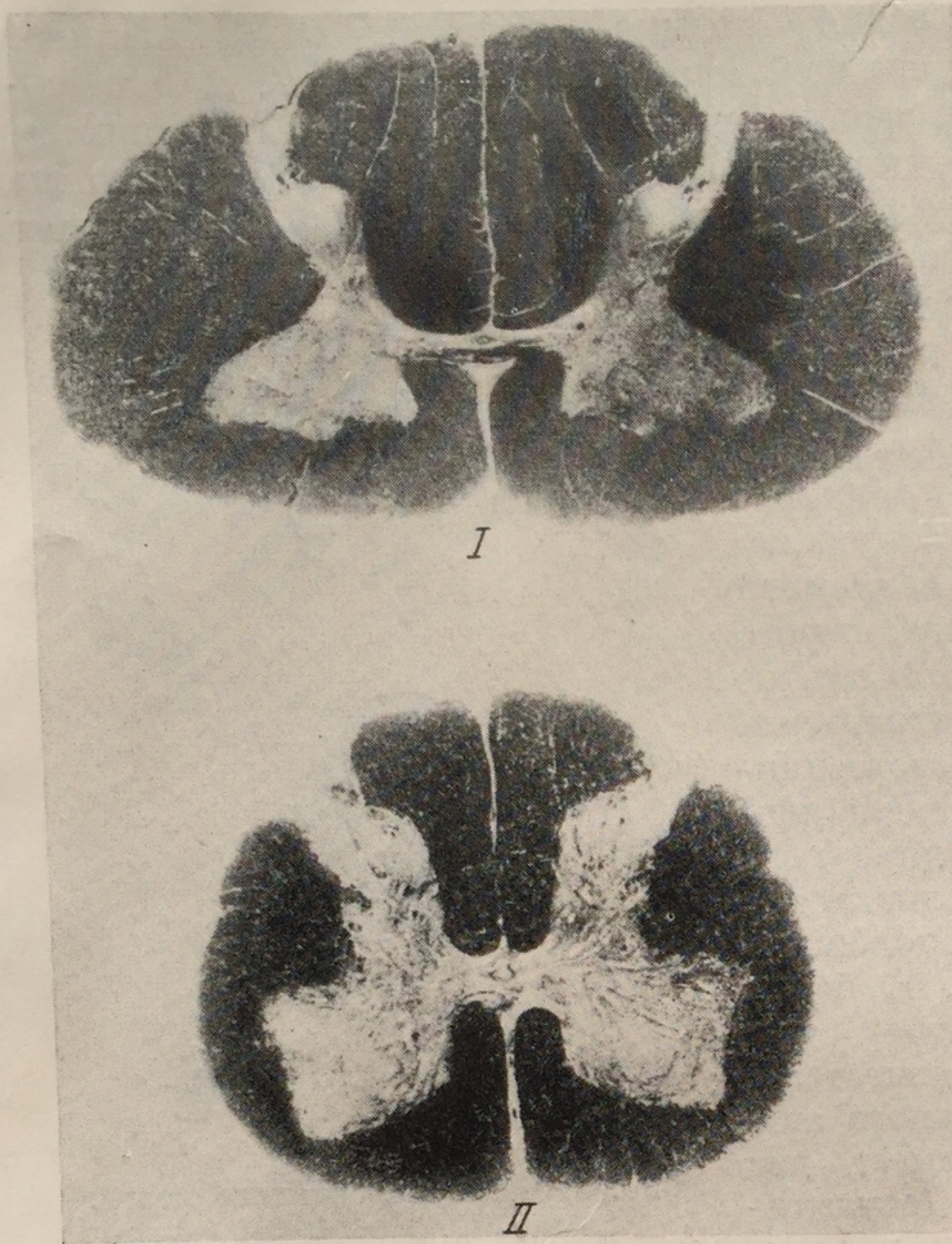
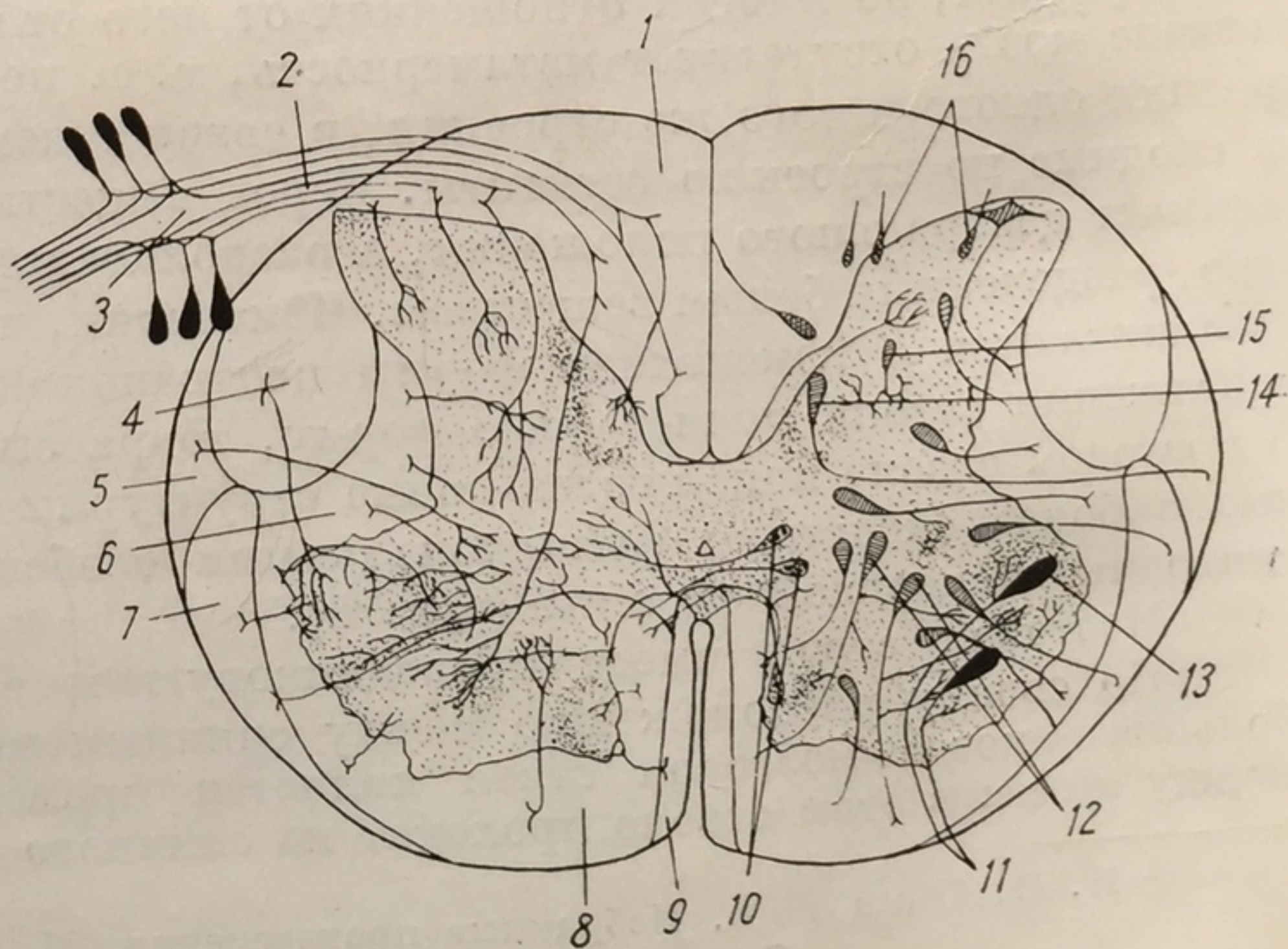


Рис. 6. Поперечный разрез спинного мозга. I — разрез через V шейный сегмент; II — разрез через IV поясничный сегмент.

зование между подкорковыми ядрами и мозжечком; в варолиевом мосту — собственные ядра варолиева моста, в которых заканчиваются корково-мостовые пути и начинаются средние ножки мозжечка; клеточные образования системы

Рис. 7. Схематическое строение спинного мозга.

1 — funiculus posterior; 2 — radix posterior; 3 — gangl. spinale; 4 — tractus cortico-spinalis lateralis; 5 — tractus spino-cerebellaris dorsalis; 6 — tractus rubro-spinalis; 7 — tractus spino-cerebellaris ventralis; 8 — tractus cortico-spinalis anterior; 9 — tractus tecto-spinalis; 10 — cellulae commissurales; 11 — radix anterior; 12 — cellulae funiculares; 13 — cellulae radicales; 14 — cellulae columnae Clarki; 15 — cellula axiramificata (Golgi typus II); 16 — cellulae cornu posterioris.



афферентные и обратно к передним рогам эфферентные волокна; некоторые волокна переключаются на новые нейроны. Кроме этих пучков, в ствол приходят волокна из ганглиев чувствующих черепномозговых нервов и выходят волокна двигательных черепномозговых нервов. Все черепномозговые нервы, кроме n. olfactorius и спинномозговой порции n. accessorius, имеют свое представительство в стволе мозга. При помощи их осуществляются простые и сложные рефлекс с экстерорецепторов лица и слизистой оболочки рта и глотки, а также восприятие вкуса, рефлекс проприорецепторов мускулатуры лица и языка (рис. 9).

Помимо этих ядер, из больших клеточных образований ствола должны быть отмечены: в продолговатом мозгу — нижняя олива, промежуточное обра-

Рис. 8. Передний черепной мозг. 1 — n. opticus; 2 — tuberculum; 3 — n. trochlearis; 4 — n. trigeminus; 5 — n. abducens; 6 — n. facialis; 7 — n. vestibulocochlearis; 8 — n. glossopharyngeus; 9 — n. vagus; 10 — n. accessorius; 11 — n. hypoglossus; 12 — n. trigeminus; 13 — n. facialis; 14 — n. trochlearis; 15 — n. opticus; 16 — tuberculum; 17 — n. trochlearis; 18 — n. trigeminus; 19 — n. abducens; 20 — n. facialis; 21 — n. vestibulocochlearis; 22 — n. glossopharyngeus; 23 — n. vagus; 24 — n. accessorius; 25 — n. hypoglossus; 26 — n. trigeminus; 27 — n. facialis; 28 — n. trochlearis; 29 — n. opticus; 30 — tuberculum; 31 — n. trochlearis; 32 — n. trigeminus; 33 — n. abducens; 34 — n. facialis; 35 — n. vestibulocochlearis; 36 — n. glossopharyngeus; 37 — n. vagus; 38 — n. accessorius; 39 — n. hypoglossus; 40 — n. trigeminus; 41 — n. facialis; 42 — n. trochlearis; 43 — n. opticus; 44 — tuberculum; 45 — n. trochlearis; 46 — n. trigeminus; 47 — n. abducens; 48 — n. facialis; 49 — n. vestibulocochlearis; 50 — n. glossopharyngeus; 51 — n. vagus; 52 — n. accessorius; 53 — n. hypoglossus; 54 — n. trigeminus; 55 — n. facialis; 56 — n. trochlearis; 57 — n. opticus; 58 — tuberculum; 59 — n. trochlearis; 60 — n. trigeminus; 61 — n. abducens; 62 — n. facialis; 63 — n. vestibulocochlearis; 64 — n. glossopharyngeus; 65 — n. vagus; 66 — n. accessorius; 67 — n. hypoglossus; 68 — n. trigeminus; 69 — n. facialis; 70 — n. trochlearis; 71 — n. opticus; 72 — tuberculum; 73 — n. trochlearis; 74 — n. trigeminus; 75 — n. abducens; 76 — n. facialis; 77 — n. vestibulocochlearis; 78 — n. glossopharyngeus; 79 — n. vagus; 80 — n. accessorius; 81 — n. hypoglossus; 82 — n. trigeminus; 83 — n. facialis; 84 — n. trochlearis; 85 — n. opticus; 86 — tuberculum; 87 — n. trochlearis; 88 — n. trigeminus; 89 — n. abducens; 90 — n. facialis; 91 — n. vestibulocochlearis; 92 — n. glossopharyngeus; 93 — n. vagus; 94 — n. accessorius; 95 — n. hypoglossus; 96 — n. trigeminus; 97 — n. facialis; 98 — n. trochlearis; 99 — n. opticus; 100 — tuberculum; 101 — n. trochlearis; 102 — n. trigeminus; 103 — n. abducens; 104 — n. facialis; 105 — n. vestibulocochlearis; 106 — n. glossopharyngeus; 107 — n. vagus; 108 — n. accessorius; 109 — n. hypoglossus; 110 — n. trigeminus; 111 — n. facialis; 112 — n. trochlearis; 113 — n. opticus; 114 — tuberculum; 115 — n. trochlearis; 116 — n. trigeminus; 117 — n. abducens; 118 — n. facialis; 119 — n. vestibulocochlearis; 120 — n. glossopharyngeus; 121 — n. vagus; 122 — n. accessorius; 123 — n. hypoglossus; 124 — n. trigeminus; 125 — n. facialis; 126 — n. trochlearis; 127 — n. opticus; 128 — tuberculum; 129 — n. trochlearis; 130 — n. trigeminus; 131 — n. abducens; 132 — n. facialis; 133 — n. vestibulocochlearis; 134 — n. glossopharyngeus; 135 — n. vagus; 136 — n. accessorius; 137 — n. hypoglossus; 138 — n. trigeminus; 139 — n. facialis; 140 — n. trochlearis; 141 — n. opticus; 142 — tuberculum; 143 — n. trochlearis; 144 — n. trigeminus; 145 — n. abducens; 146 — n. facialis; 147 — n. vestibulocochlearis; 148 — n. glossopharyngeus; 149 — n. vagus; 150 — n. accessorius; 151 — n. hypoglossus; 152 — n. trigeminus; 153 — n. facialis; 154 — n. trochlearis; 155 — n. opticus; 156 — tuberculum; 157 — n. trochlearis; 158 — n. trigeminus; 159 — n. abducens; 160 — n. facialis; 161 — n. vestibulocochlearis; 162 — n. glossopharyngeus; 163 — n. vagus; 164 — n. accessorius; 165 — n. hypoglossus; 166 — n. trigeminus; 167 — n. facialis; 168 — n. trochlearis; 169 — n. opticus; 170 — tuberculum; 171 — n. trochlearis; 172 — n. trigeminus; 173 — n. abducens; 174 — n. facialis; 175 — n. vestibulocochlearis; 176 — n. glossopharyngeus; 177 — n. vagus; 178 — n. accessorius; 179 — n. hypoglossus; 180 — n. trigeminus; 181 — n. facialis; 182 — n. trochlearis; 183 — n. opticus; 184 — tuberculum; 185 — n. trochlearis; 186 — n. trigeminus; 187 — n. abducens; 188 — n. facialis; 189 — n. vestibulocochlearis; 190 — n. glossopharyngeus; 191 — n. vagus; 192 — n. accessorius; 193 — n. hypoglossus; 194 — n. trigeminus; 195 — n. facialis; 196 — n. trochlearis; 197 — n. opticus; 198 — tuberculum; 199 — n. trochlearis; 200 — n. trigeminus; 201 — n. abducens; 202 — n. facialis; 203 — n. vestibulocochlearis; 204 — n. glossopharyngeus; 205 — n. vagus; 206 — n. accessorius; 207 — n. hypoglossus; 208 — n. trigeminus; 209 — n. facialis; 210 — n. trochlearis; 211 — n. opticus; 212 — tuberculum; 213 — n. trochlearis; 214 — n. trigeminus; 215 — n. abducens; 216 — n. facialis; 217 — n. vestibulocochlearis; 218 — n. glossopharyngeus; 219 — n. vagus; 220 — n. accessorius; 221 — n. hypoglossus; 222 — n. trigeminus; 223 — n. facialis; 224 — n. trochlearis; 225 — n. opticus; 226 — tuberculum; 227 — n. trochlearis; 228 — n. trigeminus; 229 — n. abducens; 230 — n. facialis; 231 — n. vestibulocochlearis; 232 — n. glossopharyngeus; 233 — n. vagus; 234 — n. accessorius; 235 — n. hypoglossus; 236 — n. trigeminus; 237 — n. facialis; 238 — n. trochlearis; 239 — n. opticus; 240 — tuberculum; 241 — n. trochlearis; 242 — n. trigeminus; 243 — n. abducens; 244 — n. facialis; 245 — n. vestibulocochlearis; 246 — n. glossopharyngeus; 247 — n. vagus; 248 — n. accessorius; 249 — n. hypoglossus; 250 — n. trigeminus; 251 — n. facialis; 252 — n. trochlearis; 253 — n. opticus; 254 — tuberculum; 255 — n. trochlearis; 256 — n. trigeminus; 257 — n. abducens; 258 — n. facialis; 259 — n. vestibulocochlearis; 260 — n. glossopharyngeus; 261 — n. vagus; 262 — n. accessorius; 263 — n. hypoglossus; 264 — n. trigeminus; 265 — n. facialis; 266 — n. trochlearis; 267 — n. opticus; 268 — tuberculum; 269 — n. trochlearis; 270 — n. trigeminus; 271 — n. abducens; 272 — n. facialis; 273 — n. vestibulocochlearis; 274 — n. glossopharyngeus; 275 — n. vagus; 276 — n. accessorius; 277 — n. hypoglossus; 278 — n. trigeminus; 279 — n. facialis; 280 — n. trochlearis; 281 — n. opticus; 282 — tuberculum; 283 — n. trochlearis; 284 — n. trigeminus; 285 — n. abducens; 286 — n. facialis; 287 — n. vestibulocochlearis; 288 — n. glossopharyngeus; 289 — n. vagus; 290 — n. accessorius; 291 — n. hypoglossus; 292 — n. trigeminus; 293 — n. facialis; 294 — n. trochlearis; 295 — n. opticus; 296 — tuberculum; 297 — n. trochlearis; 298 — n. trigeminus; 299 — n. abducens; 300 — n. facialis; 301 — n. vestibulocochlearis; 302 — n. glossopharyngeus; 303 — n. vagus; 304 — n. accessorius; 305 — n. hypoglossus; 306 — n. trigeminus; 307 — n. facialis; 308 — n. trochlearis; 309 — n. opticus; 310 — tuberculum; 311 — n. trochlearis; 312 — n. trigeminus; 313 — n. abducens; 314 — n. facialis; 315 — n. vestibulocochlearis; 316 — n. glossopharyngeus; 317 — n. vagus; 318 — n. accessorius; 319 — n. hypoglossus; 320 — n. trigeminus; 321 — n. facialis; 322 — n. trochlearis; 323 — n. opticus; 324 — tuberculum; 325 — n. trochlearis; 326 — n. trigeminus; 327 — n. abducens; 328 — n. facialis; 329 — n. vestibulocochlearis; 330 — n. glossopharyngeus; 331 — n. vagus; 332 — n. accessorius; 333 — n. hypoglossus; 334 — n. trigeminus; 335 — n. facialis; 336 — n. trochlearis; 337 — n. opticus; 338 — tuberculum; 339 — n. trochlearis; 340 — n. trigeminus; 341 — n. abducens; 342 — n. facialis; 343 — n. vestibulocochlearis; 344 — n. glossopharyngeus; 345 — n. vagus; 346 — n. accessorius; 347 — n. hypoglossus; 348 — n. trigeminus; 349 — n. facialis; 350 — n. trochlearis; 351 — n. opticus; 352 — tuberculum; 353 — n. trochlearis; 354 — n. trigeminus; 355 — n. abducens; 356 — n. facialis; 357 — n. vestibulocochlearis; 358 — n. glossopharyngeus; 359 — n. vagus; 360 — n. accessorius; 361 — n. hypoglossus; 362 — n. trigeminus; 363 — n. facialis; 364 — n. trochlearis; 365 — n. opticus; 366 — tuberculum; 367 — n. trochlearis; 368 — n. trigeminus; 369 — n. abducens; 370 — n. facialis; 371 — n. vestibulocochlearis; 372 — n. glossopharyngeus; 373 — n. vagus; 374 — n. accessorius; 375 — n. hypoglossus; 376 — n. trigeminus; 377 — n. facialis; 378 — n. trochlearis; 379 — n. opticus; 380 — tuberculum; 381 — n. trochlearis; 382 — n. trigeminus; 383 — n. abducens; 384 — n. facialis; 385 — n. vestibulocochlearis; 386 — n. glossopharyngeus; 387 — n. vagus; 388 — n. accessorius; 389 — n. hypoglossus; 390 — n. trigeminus; 391 — n. facialis; 392 — n. trochlearis; 393 — n. opticus; 394 — tuberculum; 395 — n. trochlearis; 396 — n. trigeminus; 397 — n. abducens; 398 — n. facialis; 399 — n. vestibulocochlearis; 400 — n. glossopharyngeus; 401 — n. vagus; 402 — n. accessorius; 403 — n. hypoglossus; 404 — n. trigeminus; 405 — n. facialis; 406 — n. trochlearis; 407 — n. opticus; 408 — tuberculum; 409 — n. trochlearis; 410 — n. trigeminus; 411 — n. abducens; 412 — n. facialis; 413 — n. vestibulocochlearis; 414 — n. glossopharyngeus; 415 — n. vagus; 416 — n. accessorius; 417 — n. hypoglossus; 418 — n. trigeminus; 419 — n. facialis; 420 — n. trochlearis; 421 — n. opticus; 422 — tuberculum; 423 — n. trochlearis; 424 — n. trigeminus; 425 — n. abducens; 426 — n. facialis; 427 — n. vestibulocochlearis; 428 — n. glossopharyngeus; 429 — n. vagus; 430 — n. accessorius; 431 — n. hypoglossus; 432 — n. trigeminus; 433 — n. facialis; 434 — n. trochlearis; 435 — n. opticus; 436 — tuberculum; 437 — n. trochlearis; 438 — n. trigeminus; 439 — n. abducens; 440 — n. facialis; 441 — n. vestibulocochlearis; 442 — n. glossopharyngeus; 443 — n. vagus; 444 — n. accessorius; 445 — n. hypoglossus; 446 — n. trigeminus; 447 — n. facialis; 448 — n. trochlearis; 449 — n. opticus; 450 — tuberculum; 451 — n. trochlearis; 452 — n. trigeminus; 453 — n. abducens; 454 — n. facialis; 455 — n. vestibulocochlearis; 456 — n. glossopharyngeus; 457 — n. vagus; 458 — n. accessorius; 459 — n. hypoglossus; 460 — n. trigeminus; 461 — n. facialis; 462 — n. trochlearis; 463 — n. opticus; 464 — tuberculum; 465 — n. trochlearis; 466 — n. trigeminus; 467 — n. abducens; 468 — n. facialis; 469 — n. vestibulocochlearis; 470 — n. glossopharyngeus; 471 — n. vagus; 472 — n. accessorius; 473 — n. hypoglossus; 474 — n. trigeminus; 475 — n. facialis; 476 — n. trochlearis; 477 — n. opticus; 478 — tuberculum; 479 — n. trochlearis; 480 — n. trigeminus; 481 — n. abducens; 482 — n. facialis; 483 — n. vestibulocochlearis; 484 — n. glossopharyngeus; 485 — n. vagus; 486 — n. accessorius; 487 — n. hypoglossus; 488 — n. trigeminus; 489 — n. facialis; 490 — n. trochlearis; 491 — n. opticus; 492 — tuberculum; 493 — n. trochlearis; 494 — n. trigeminus; 495 — n. abducens; 496 — n. facialis; 497 — n. vestibulocochlearis; 498 — n. glossopharyngeus; 499 — n. vagus; 500 — n. accessorius; 501 — n. hypoglossus; 502 — n. trigeminus; 503 — n. facialis; 504 — n. trochlearis; 505 — n. opticus; 506 — tuberculum; 507 — n. trochlearis; 508 — n. trigeminus; 509 — n. abducens; 510 — n. facialis; 511 — n. vestibulocochlearis; 512 — n. glossopharyngeus; 513 — n. vagus; 514 — n. accessorius; 515 — n. hypoglossus; 516 — n. trigeminus; 517 — n. facialis; 518 — n. trochlearis; 519 — n. opticus; 520 — tuberculum; 521 — n. trochlearis; 522 — n. trigeminus; 523 — n. abducens; 524 — n. facialis; 525 — n. vestibulocochlearis; 526 — n. glossopharyngeus; 527 — n. vagus; 528 — n. accessorius; 529 — n. hypoglossus; 530 — n. trigeminus; 531 — n. facialis; 532 — n. trochlearis; 533 — n. opticus; 534 — tuberculum; 535 — n. trochlearis; 536 — n. trigeminus; 537 — n. abducens; 538 — n. facialis; 539 — n. vestibulocochlearis; 540 — n. glossopharyngeus; 541 — n. vagus; 542 — n. accessorius; 543 — n. hypoglossus; 544 — n. trigeminus; 545 — n. facialis; 546 — n. trochlearis; 547 — n. opticus; 548 — tuberculum; 549 — n. trochlearis; 550 — n. trigeminus; 551 — n. abducens; 552 — n. facialis; 553 — n. vestibulocochlearis; 554 — n. glossopharyngeus; 555 — n. vagus; 556 — n. accessorius; 557 — n. hypoglossus; 558 — n. trigeminus; 559 — n. facialis; 560 — n. trochlearis; 561 — n. opticus; 562 — tuberculum; 563 — n. trochlearis; 564 — n. trigeminus; 565 — n. abducens; 566 — n. facialis; 567 — n. vestibulocochlearis; 568 — n. glossopharyngeus; 569 — n. vagus; 570 — n. accessorius; 571 — n. hypoglossus; 572 — n. trigeminus; 573 — n. facialis; 574 — n. trochlearis; 575 — n. opticus; 576 — tuberculum; 577 — n. trochlearis; 578 — n. trigeminus; 579 — n. abducens; 580 — n. facialis; 581 — n. vestibulocochlearis; 582 — n. glossopharyngeus; 583 — n. vagus; 584 — n. accessorius; 585 — n. hypoglossus; 586 — n. trigeminus; 587 — n. facialis; 588 — n. trochlearis; 589 — n. opticus; 590 — tuberculum; 591 — n. trochlearis; 592 — n. trigeminus; 593 — n. abducens; 594 — n. facialis; 595 — n. vestibulocochlearis; 596 — n. glossopharyngeus; 597 — n. vagus; 598 — n. accessorius; 599 — n. hypoglossus; 600 — n. trigeminus; 601 — n. facialis; 602 — n. trochlearis; 603 — n. opticus; 604 — tuberculum; 605 — n. trochlearis; 606 — n. trigeminus; 607 — n. abducens; 608 — n. facialis; 609 — n. vestibulocochlearis; 610 — n. glossopharyngeus; 611 — n. vagus; 612 — n. accessorius; 613 — n. hypoglossus; 614 — n. trigeminus; 615 — n. facialis; 616 — n. trochlearis; 617 — n. opticus; 618 — tuberculum; 619 — n. trochlearis; 620 — n. trigeminus; 621 — n. abducens; 622 — n. facialis; 623 — n. vestibulocochlearis; 624 — n. glossopharyngeus; 625 — n. vagus; 626 — n. accessorius; 627 — n. hypoglossus; 628 — n. trigeminus; 629 — n. facialis; 630 — n. trochlearis; 631 — n. opticus; 632 — tuberculum; 633 — n. trochlearis; 634 — n. trigeminus; 635 — n. abducens; 636 — n. facialis; 637 — n. vestibulocochlearis; 638 — n. glossopharyngeus; 639 — n. vagus; 640 — n. accessorius; 641 — n. hypoglossus; 642 — n. trigeminus; 643 — n. facialis; 644 — n. trochlearis; 645 — n. opticus; 646 — tuberculum; 647 — n. trochlearis; 648 — n. trigeminus; 649 — n. abducens; 650 — n. facialis; 651 — n. vestibulocochlearis; 652 — n. glossopharyngeus; 653 — n. vagus; 654 — n. accessorius; 655 — n. hypoglossus; 656 — n. trigeminus; 657 — n. facialis; 658 — n. trochlearis; 659 — n. opticus; 660 — tuberculum; 661 — n. trochlearis; 662 — n. trigeminus; 663 — n. abducens; 664 — n. facialis; 665 — n. vestibulocochlearis; 666 — n. glossopharyngeus; 667 — n. vagus; 668 — n. accessorius; 669 — n. hypoglossus; 670 — n. trigeminus; 671 — n. facialis; 672 — n. trochlearis; 673 — n. opticus; 674 — tuberculum; 675 — n. trochlearis; 676 — n. trigeminus; 677 — n. abducens; 678 — n. facialis; 679 — n. vestibulocochlearis; 680 — n. glossopharyngeus; 681 — n. vagus; 682 — n. accessorius; 683 — n. hypoglossus; 684 — n. trigeminus; 685 — n. facialis; 686 — n. trochlearis; 687 — n. opticus; 688 — tuberculum; 689 — n. trochlearis; 690 — n. trigeminus; 691 — n. abducens; 692 — n. facialis; 693 — n. vestibulocochlearis; 694 — n. glossopharyngeus; 695 — n. vagus; 696 — n. accessorius; 697 — n. hypoglossus; 698 — n. trigeminus; 699 — n. facialis; 700 — n. trochlearis; 701 — n. opticus; 702 — tuberculum; 703 — n. trochlearis; 704 — n. trigeminus; 705 — n. abducens; 706 — n. facialis; 707 — n. vestibulocochlearis; 708 — n. glossopharyngeus; 709 — n. vagus; 710 — n. accessorius; 711 — n. hypoglossus; 712 — n. trigeminus; 713 — n. facialis; 714 — n. trochlearis; 715 — n. opticus; 716 — tuberculum; 717 — n. trochlearis; 718 — n. trigeminus; 719 — n. abducens; 720 — n. facialis; 721 — n. vestibulocochlearis; 722 — n. glossopharyngeus; 723 — n. vagus; 724 — n. accessorius; 725 — n. hypoglossus; 726 — n. trigeminus; 727 — n. facialis; 728 — n. trochlearis; 729 — n. opticus; 730 — tuberculum; 731 — n. trochlearis; 732 — n. trigeminus; 733 — n. abducens; 734 — n. facialis; 735 — n. vestibulocochlearis; 736 — n. glossopharyngeus; 737 — n. vagus; 738 — n. accessorius; 739 — n. hypoglossus; 740 — n. trigeminus; 741 — n. facialis; 742 — n. trochlearis; 743 — n. opticus; 744 — tuberculum; 745 — n. trochlearis; 746 — n. trigeminus; 747 — n. abducens; 748 — n. facialis; 749 — n. vestibulocochlearis; 750 — n. glossopharyngeus; 751 — n. vagus; 752 — n. accessorius; 753 — n. hypoglossus; 754 — n. trigeminus; 755 — n. facialis; 756 — n. trochlearis; 757 — n. opticus; 758 — tuberculum; 759 — n. trochlearis; 760 — n. trigeminus; 761 — n. abducens; 762 — n. facialis; 763 — n. vestibulocochlearis; 764 — n. glossopharyngeus; 765 — n. vagus; 766 — n. accessorius; 767 — n. hypoglossus; 768 — n. trigeminus; 769 — n. facialis; 770 — n. trochlearis; 771 — n. opticus; 772 — tuberculum; 773 — n. trochlearis; 774 — n. trigeminus; 775 — n. abducens; 776 — n. facialis; 777 — n. vestibulocochlearis; 778 — n. glossopharyngeus; 779 — n. vagus; 780 — n. accessorius; 781 — n. hypoglossus; 782 — n. trigeminus; 783 — n. facialis; 784 — n. trochlearis; 785 — n. opticus; 786 — tuberculum; 787 — n. trochlearis; 788 — n. trigeminus; 789 — n. abducens; 790 — n. facialis; 791 — n. vestibulocochlearis; 792 — n. glossopharyngeus; 793 — n. vagus; 794 — n. accessorius; 795 — n. hypoglossus; 796 — n. trigeminus; 797 — n. facialis; 798 — n. trochlearis; 799 — n. opticus; 800 — tuberculum; 801 — n. trochlearis; 802 — n. trigeminus; 803 — n. abducens; 804 — n. facialis; 805 — n. vestibulocochlearis; 806 — n. glossopharyngeus; 807 — n. vagus; 808 — n. accessorius; 809 — n. hypoglossus; 810 — n. trigeminus; 811 — n. facialis; 812 — n. trochlearis; 813 — n. opticus; 814 — tuberculum; 815 — n. trochlearis; 816 — n. trigeminus; 817 — n. abducens; 818 — n. facialis; 819 — n. vestibulocochlearis; 820 — n. glossopharyngeus; 821 — n. vagus; 822 — n. accessorius; 823 — n. hypoglossus; 824 — n. trigeminus; 825 — n. facialis; 826 — n. trochlearis; 827 — n. opticus; 828 — tuberculum; 829 — n. trochlearis; 830 — n. trigeminus; 831 — n. abducens; 832 — n. facialis; 833 — n. vestibulocochlearis; 834 — n. glossopharyngeus; 835 — n. vagus; 836 — n. accessorius; 837 — n. hypoglossus; 838 — n. trigeminus; 839 — n. facialis; 840 — n. trochlearis; 841 — n. opticus; 842 — tuberculum; 843 — n. trochlearis; 844 — n. trigeminus; 845 — n. abducens; 846 — n. facialis; 847 — n. vestibulocochlearis; 848 — n. glossopharyngeus; 849 — n. vagus; 850 — n. accessorius; 851 — n. hypoglossus; 852 — n. trigeminus; 853 — n. facialis; 854 — n. trochlearis; 855 — n. opticus; 856 — tuberculum; 857 — n. trochlearis; 858 — n. trigeminus; 859 — n. abducens; 860 — n. facialis; 861 — n. vestibulocochlearis; 862 — n. glossopharyngeus; 863 — n. vagus; 864 — n. accessorius; 865 — n. hypoglossus; 866 — n. trigeminus; 867 — n. facialis; 868 — n. trochlearis; 869 — n. opticus; 870 — tuberculum; 871 — n. trochlearis; 872 — n. trigeminus; 873 — n. abducens; 874 — n. facialis; 875 — n. vestibulocochlearis; 876 — n. glossopharyngeus; 877 — n. vagus; 878 — n. accessorius; 879 — n. hypoglossus; 880 — n. trigeminus; 881 — n. facialis; 882 — n. trochlearis; 883 — n. opticus; 884 — tuberculum; 885 — n. trochlearis; 886 — n. trigeminus; 887 — n. abducens; 888 — n. facialis; 889 — n. vestibulocochlearis; 890 — n. glossopharyngeus; 891 — n. vagus; 892 — n. accessorius; 893 — n. hypoglossus; 894 — n. trigeminus; 895 — n. facialis; 896 — n. trochlearis; 897 — n. opticus; 898 — tuberculum; 899 — n. trochlearis; 900 — n. trigeminus; 901 — n. abducens; 902 — n. facialis; 903 — n. vestibulocochlearis; 904 — n. glossopharyngeus; 905 — n. vagus; 906 — n. accessorius; 907 — n. hypoglossus; 908 — n. trigeminus; 909 — n. facialis; 910 — n. trochlearis; 911 — n. opticus; 912 — tuberculum; 913 — n. trochlearis; 914 — n. trigeminus; 915 — n. abducens; 916 — n. facialis; 917 — n. vestibulocochlearis; 918 — n. glossopharyngeus; 919 — n. vagus; 920 — n. accessorius; 921 — n. hypoglossus; 922 — n. trigeminus; 923 — n. facialis; 924 — n. trochlearis; 925 — n. opticus; 926 — tuberculum; 927 — n. trochlearis; 928 — n. trigeminus; 929 — n. abducens; 930 — n. facialis; 931 — n. vestibulocochlearis; 932 — n. glossopharyngeus; 933 — n. vagus; 934 — n. accessorius; 935 — n. hypoglossus; 936 — n. trigeminus; 937 — n. facialis; 938 — n. trochlearis; 939 — n. opticus; 940 — tuberculum; 941 — n. trochlearis; 942 — n. trigeminus; 943 — n. abducens; 944 — n. facialis; 945 — n. vestibulocochlearis; 946 — n. glossopharyngeus; 947 — n. vagus; 948 — n. accessorius; 949 — n. hypoglossus; 950 — n. trigeminus; 951 — n. facialis; 952 — n. trochlearis; 953 — n. opticus; 954 — tuberculum; 955 — n. trochlearis; 956 — n. trigeminus; 957 — n. abducens; 958 — n. facialis; 959 — n. vestibulocochlearis; 960 — n. glossopharyngeus; 961 — n. vagus; 962 — n. accessorius; 963 — n. hypoglossus; 964 — n. trigeminus; 965 — n. facialis; 966 — n. trochlearis; 967 — n. opticus; 968 — tuberculum; 969 — n. trochlearis; 970 — n. trigeminus; 971 — n. abducens; 972 — n. facialis; 973 — n. vestibulocochlearis; 974 — n. glossopharyngeus; 975 — n. vagus; 976 — n. accessorius; 977 — n. hypoglossus; 978 — n. trigeminus; 979 — n. facialis; 980 — n. trochlearis; 981 — n. opticus; 982 — tuberculum; 983 — n. trochlearis; 984 — n. trigeminus; 985 — n. abducens; 986 — n. facialis; 987 — n. vestibulocochlearis; 988 — n. glossopharyngeus; 989 — n. vagus; 990 — n. accessorius; 991 — n. hypoglossus; 992 — n. trigeminus; 993 — n. facialis; 994 — n. trochlearis; 995 — n. opticus; 996 — tuberculum; 997 — n. trochlearis; 998 — n. trigeminus; 999 — n. abducens; 1000 — n. facialis; 1001 — n. vestibulocochlearis; 1002 — n. glossopharyngeus; 1003 — n. vagus; 1004 — n. accessorius; 1005 — n. hypoglossus; 1006 — n. trigeminus; 1007 — n. facialis; 1008 — n. trochlearis; 1009 — n. opticus; 1010 — tuberculum; 1011 — n. trochlearis; 1012 — n. trigeminus; 1013 — n. abducens; 1014 — n. facialis; 1015 — n. vestibulocochlearis; 1016 — n. glossopharyngeus; 1017 — n. vagus; 1018 — n. accessorius; 1019 — n. hypoglossus; 1020 — n. trigeminus; 1021 — n. facialis; 1022 — n. trochlearis; 1023 — n. opticus; 1024 — tuberculum; 1025 — n. trochlearis; 1026 — n. trigeminus; 1027 — n. abducens; 1028 — n. facialis; 1029 — n. vestibulocochlearis; 1030 — n. glossopharyngeus; 1031 — n. vagus; 1032 — n. accessorius; 1033 — n. hypoglossus; 1034 — n. trigeminus; 1035 — n. facialis; 1036 — n. trochlearis; 1037 — n. opticus; 1



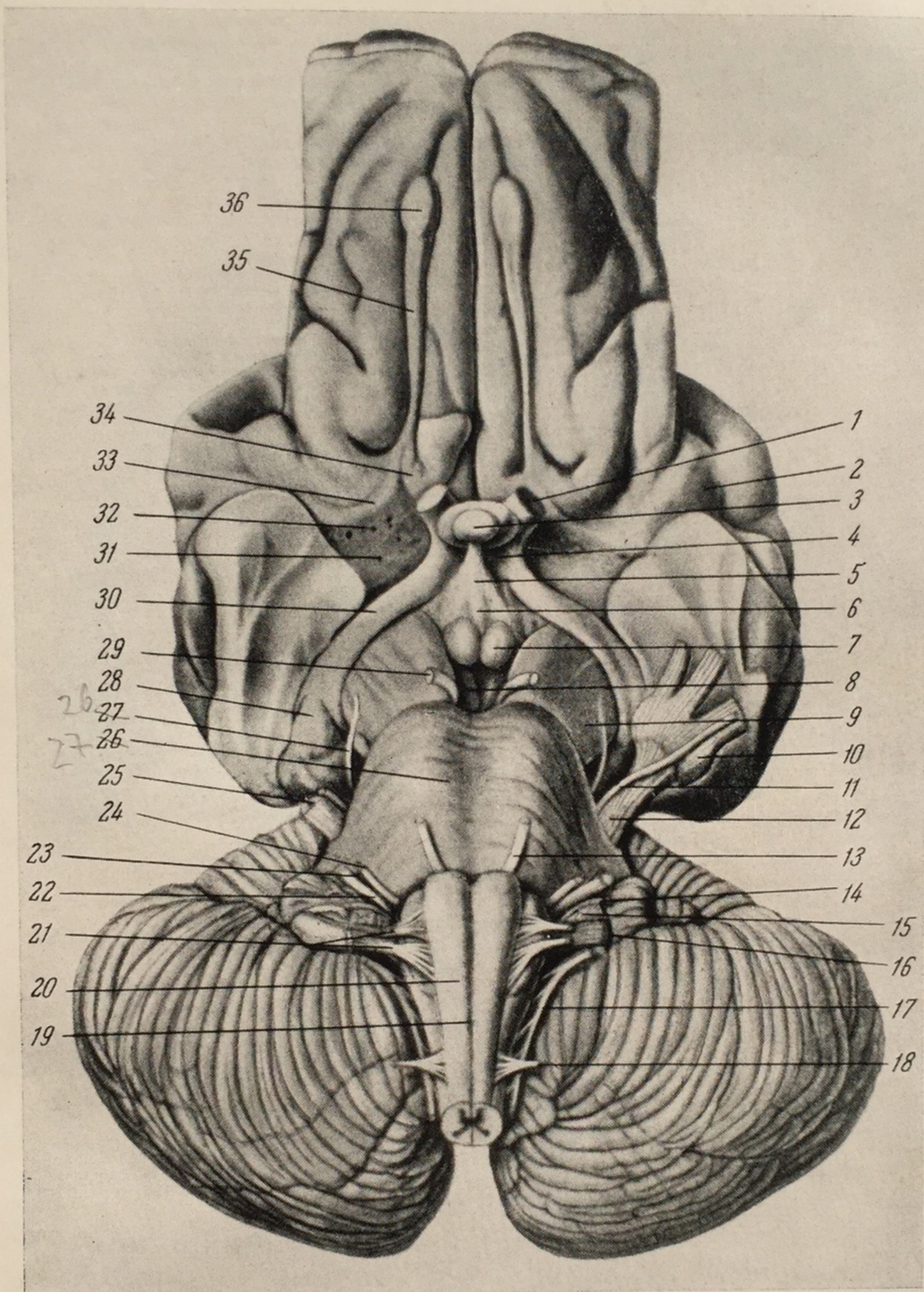


Рис. 8. Передняя поверхность мозгового ствола человека. Начало черепномозговых нервов. Нижняя поверхность мозжечка.

1 — n. opticus; 2 — insula; 3 — hypophysis; 4 — chiasma opticum; 5 — infundibulum; 6 — tuber cinereum; 7 — corpus mamillare; 8 — fossa interpeduncularis; 9 — pedunculus cerebri; 10 — ganglion semilunare (Gasseri); 11 — portio minor n. trigemini; 12 — portio major n. trigemini; 13 — n. abducens; 14 — n. glossopharyngeus; 15 — plexus chorioideus ventriculi IV; 16 — n. vagus; 17 — n. accessorius; 18 — n. cervicalis I; 19 — decussatio pyramidum; 20 — pyramis; 21 — n. hypoglossus; 22 — n. acusticus; 23 — n. intermedius; 24 — n. facialis; 25 — n. trigeminus; 26 — n. trochlearis; 27 — corpus geniculatum.



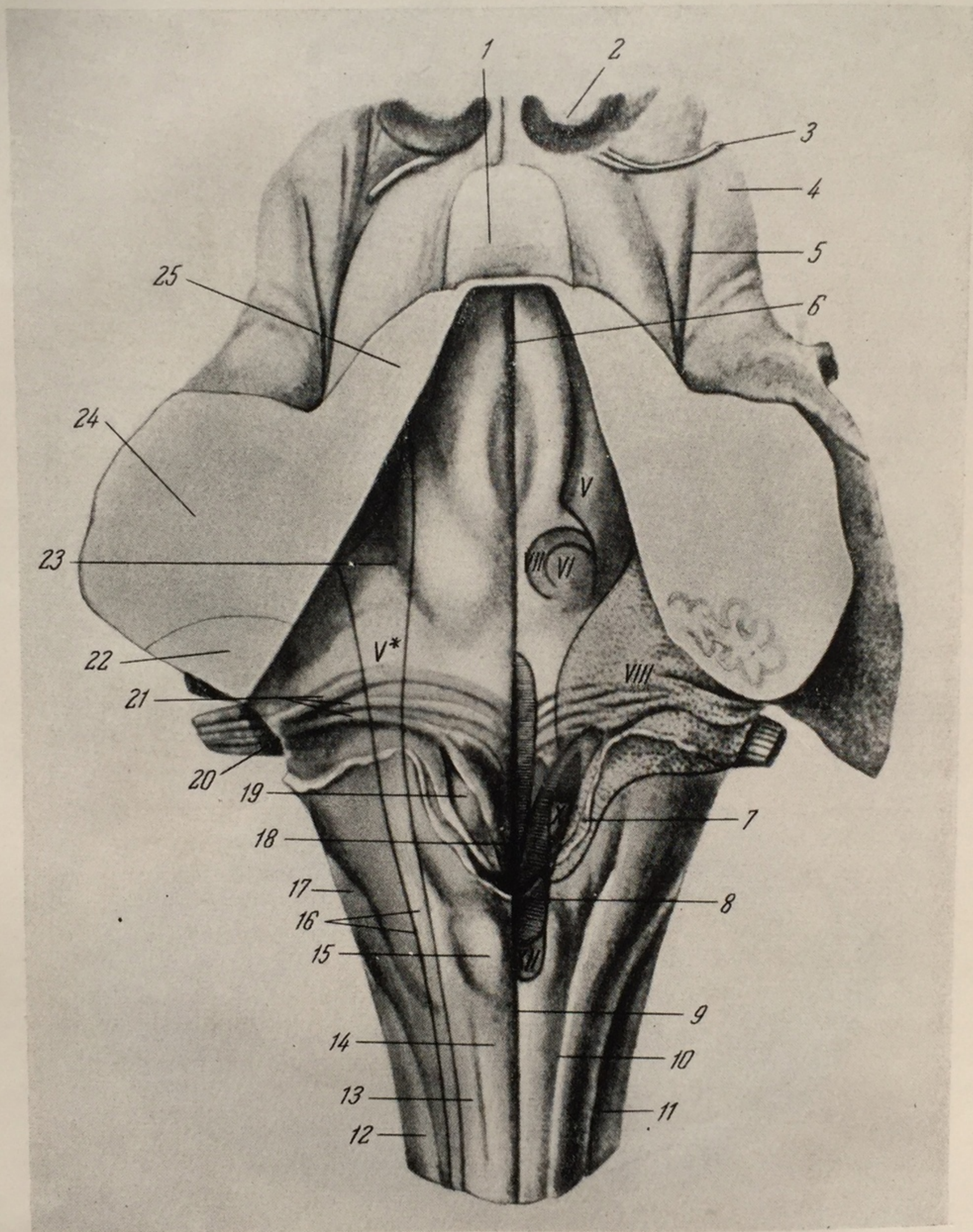


Рис. 9. Задняя поверхность мозгового ствола человека. Дно четвертого желудочка.

1 — lingula; 2 — colliculus inferior; 3 — n. trochlearis; 4 — pedunculus cerebri; 5 — sulcus lateralis mesencephali; 6 — sulcus medianus fossae rhomboideae; 7 — taenia ventriculi quarti; 8 — obex; 9 — fissura mediana posterior; 10 — sulcus intermedius posterior; 11 — sulcus lateralis posterior; 12 — funiculus lateralis; 13 — fasciculus cuneatus (Burdachi); 14 — fasciculus gracilis (Golli); 15 — eklava; 16 — tuberculum cuneatum; 17 — tuberculum cinereum; 18 — nucleus eminentiae medialis; 19 — alae cinerea; 20 — corpus restiforme; 21 — striae medullares; 22 — corpus restiforme; 23 — fovea superior; 24 — brachium pontis; 25 — brachium conjunctivum.

слухового анализатора  
ассоциируются верхние  
рамидной системы и б  
эфферентным пучком  
толмы четверохолмия  
вой рефлексы; черны  
мышечного тонуса; в  
горье, коленчатые те  
всем протяжении ство  
Помимо волокон  
стволе мозга проходят  
ковые волокна — пуч  
мающие участие в обр  
косту — собственные  
на, корково-мостовые  
центральный пучок по  
ших от верхних отдело  
ной мозг: от красн  
от четверохолмия —  
sterior, fasc. praedors  
долговатом мозгу нар  
ствительных и двигат  
точные образования, п  
вой рефлекторной дея  
простом спинномозгово  
торные акты мозгового  
спинномозговые рефлек  
акты, как дыхание или  
только двигательных и  
Изучение функций  
понятие о центре тех и  
дыхательного центра.  
вочную головку в прод  
ползая, поднялся в гол  
цы его точно никто не  
ранс локализовал цент  
частях продолговатого  
с дыхательным актом.  
(Maginresco) также уста  
головного мозга, влияю  
ности к стволу: он сост  
линии. Кора имеет 3 сл  
Пуркине, дендриты кот  
расположены 4 парных  
и шаровидное ядра. Мо  
его эфферентные во  
мозга. От коры к нему  
и 15).



слухового анализатора; в ножках мозга — красное ядро, в котором заканчиваются верхние ножки мозжечка и многие волокна экстрапирамидной системы и берет начало руброспинальный пучок, являющийся эфферентным пучком экстрапирамидной системы; передние и задние холмы четверохолмия, в которых осуществляются зрительный и слуховой рефлекс; черное вещество, имеющее важное значение в регуляции мышечного тонуса; в промежуточном мозгу — зрительный бугор, подбугорье, коленчатые тела; ретикулярная формация, расположенная на всем протяжении ствола (рис. 10).

Помимо волокон двигательного и чувствующего анализатора, в стволе мозга проходят следующие пучки: в продолговатом мозгу мозжечковые волокна — пучок Флексига и Говерса, волокна оливы, принимающие участие в образовании нижних ножек мозжечка; в варолиевом мосту — собственные волокна варолиева моста, средние ножки мозжечка, корково-мостовые волокна, перекрест верхних ножек мозжечка, центральный пучок покрывки, через ствол проходит ряд пучков, идущих от верхних отделов ствола в более нижние его отделы или в спинной мозг: от красного ядра начинается — *fasc. rubro-spinalis*, от четверохолмия — *fasc. tecto-spinalis*; *fasc. longitudinalis posterior*, *fasc. praedorsalis*, *fasc. mamillo-tegmentalis* и др. В продолговатом мозгу наряду с присутствующими здесь группами чувствительных и двигательных клеточных элементов появляются клеточные образования, принимающие участие в координации более сложной рефлекторной деятельности, чем это имеет место в сравнительно простом спинномозговом рефлекторном акте (рис. 11, 12, 13). Рефлекторные акты мозгового ствола более сложны, чем сравнительно простые спинномозговые рефлексы. Если взять как пример такие рефлекторные акты, как дыхание или глотание, то в этих актах участвует группа не только двигательных и чувствительных клеток, но и вегетативных.

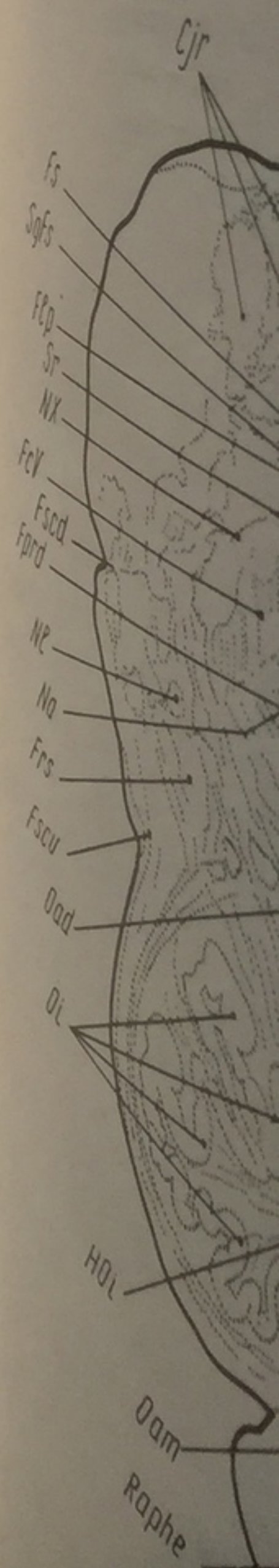
Изучение функциональной локализации в головном мозгу изменило понятие о центре тех или иных функций. И. П. Павлов приводит пример дыхательного центра: «С самого начала думали, что эта точка с булавочную головку в продолговатом мозгу. Но теперь он чрезвычайно расползся, поднялся в головной мозг и спустился в спинной и сейчас границы его точно никто не укажет»<sup>1</sup>. В 40-х годах XIX века физиолог Флюранс локализовал центр дыхания в нижней части продолговатого мозга; далее было установлено, что не только в нижней части, но и в боковых частях продолговатого мозга имеются клеточные образования, связанные с дыхательным актом. В. М. Бехтерев, Н. А. Миславский, Маринеско (Marinesco) также установили клеточные образования в стволе и коре головного мозга, влияющие на регуляцию дыхания. Мозжечок относится также к стволу: он состоит из червя и из двух полушарий. По поверхности он покрыт корой, бороздами которой разделен на мелкие извилины. Кора имеет 3 слоя, второй слой образован большими клетками Пуркинье, дендриты которых очень богато разветвляются. В мозжечке расположены 4 парных ядра: зубчатое, ядро покрывки, пробковидное и шаровидное ядра. Мозжечок является сложным рефлекторным органом, его эфферентные волокна приходят с периферии, через нижние его ножки. От коры к нему идут волокна через средние ножки, а эфферент-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 1. М.—Л., 1951, ст. 157.



Рис. 10. Продолговатый мозг. Поперечный разрез на уровне образования веревчатых тел (из атласа Института мозга).

*Ceoi* — capsula externa olivae inferioris; *Cjr* — corpus juxta-restiforme; *Cpb* — corpus ponto-bulbare; *Crst* — corpus restiforme; *Fc* — fibrae cerebellares; *FcV* — fibrae concomitans trigemini; *Fcae* — fibrae commissurales arcuatae externae; *Flp* — fasciculus longitudinalis posterior; *Foc* — fibrae olivo-cerebellares; *Fprd* — fasciculus praedorsalis; *Frs* — fasciculus rubro-spinalis; *Fs* — fasciculus solitarius; *Fscd* — fasciculus spino-cerebellaris dorsalis; *Fscv* — fasciculus spino-cerebellaris ventralis; *Fsma* — fissura mediana anterior; *Ftho* — fibrae thalamo-olivares; *Fv* — fibrae vestibulares; *Hoi* — hilus olivae inferioris; *Lm* — lemniscus medialis; *Na* — nucleus ambiguus; *Nar* — nucleus arcuatus; *ND* — nucleus Deitersi; *Njuce* — Nucleus externus funiculi cuneati; *Nfs* — nucleus fasciculi solitarii; *Nft* — nucleus funiculi teretis; *NiS* — nucleus intercalatus Staderini; *Nl* — nucleus lateralis; *NnX* — nucleus nervi vagi; *NX* — nervus vagus; *Nn XII* — nucleus nervi hypoglossi; *Nvt* — nucleus vestibularis triangularis; *Oad* — oliva accessoria dorsalis; *Oi* — oliva inferior; *Oam* — oliva accessoria medialis; *Py* — pyramis; *RdnV* — radix descendens n. trigemini; *Sgc* — substantia gelatinosa centralis; *Sgfs* — substantia gelatinosa fasciculi solitarii; *SgR* — substantia gelatinosa Rolandi; *Sla* — sulcus lateralis anterior; *Slp* — sulcus lateralis posterior; *Sr* — substantia reticularis; *VIV* — ventriculus; *Vmp* — velum medulare posterius; Raphe.





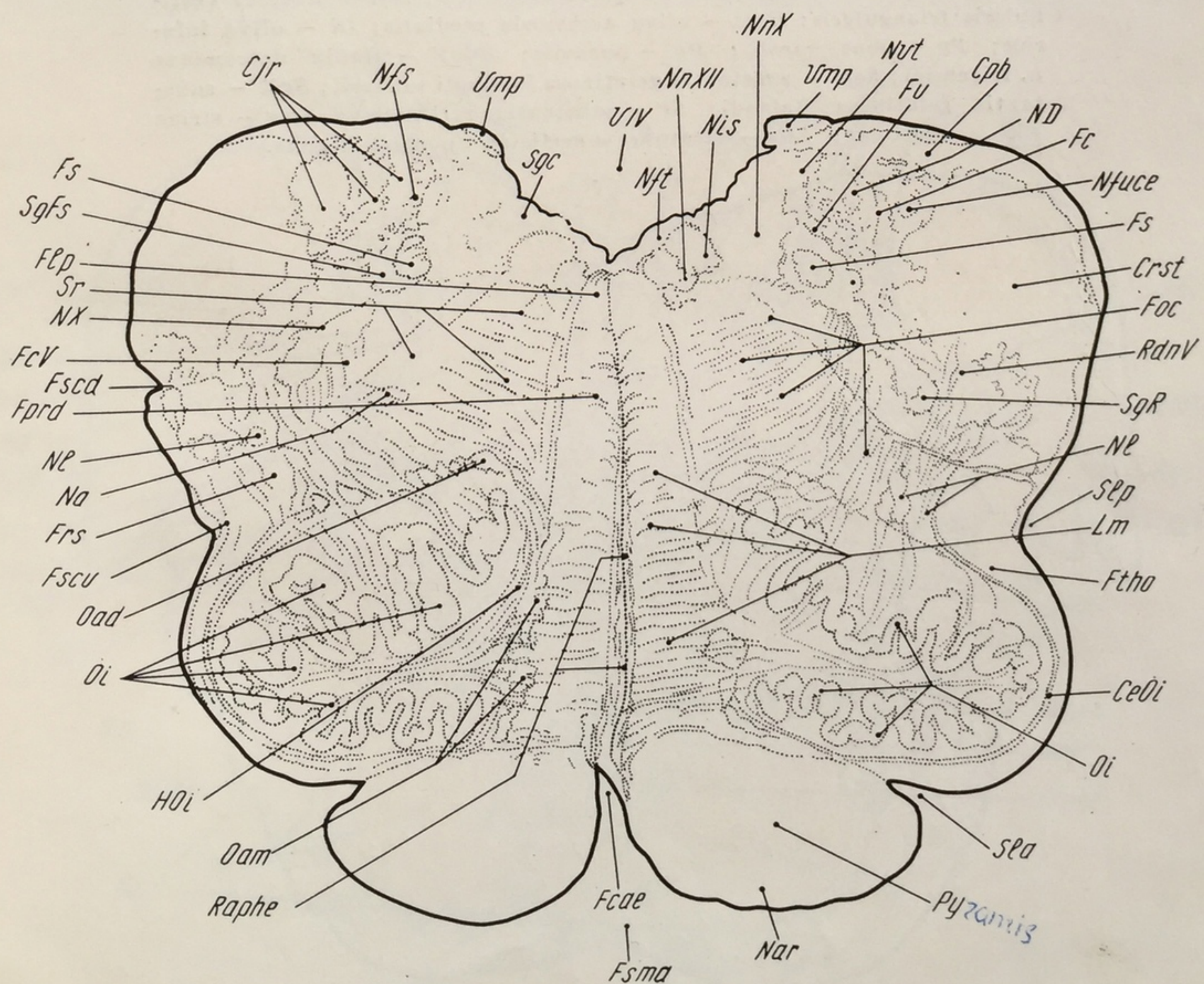
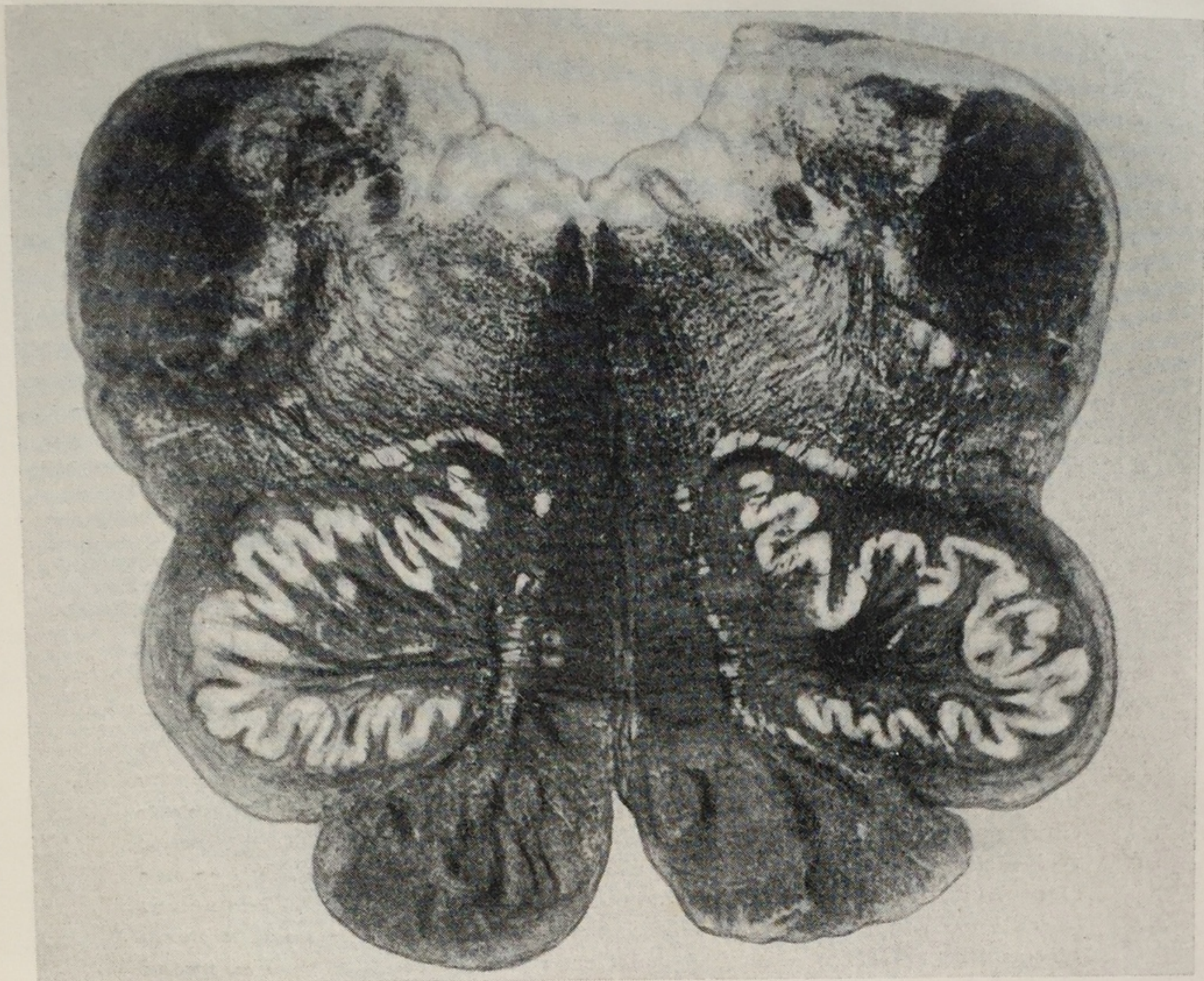
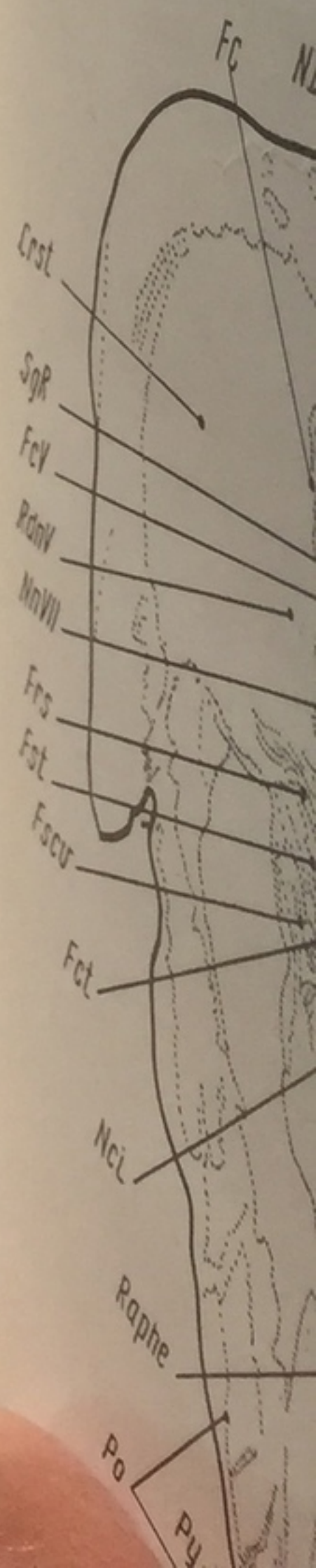




Рис. 11. Продолговатый мозг на уровне его перехода в варолиев мост (коллекция Института мозга).

*Ceoi* — capsula externa olivae inferior; *Cjr* — corpus juxtra-restiforme; *Cpb* — corpus ponto-bulbare; *Crst* — corpus restiforme; *Faea* — fibrae arcuatae externae anteriores; *Fc* — fibrae cerebellares; *Fckep* — foramen coecum posterius; *Fct* — fasciculus centralis tegmenti; *FcV* — fibrae concimitans trigemini; *Flp* — fasciculus longitudinalis posterior; *Foc* — fibrae olivo-cerebellares; *Frs* — fasciculus rubro-spinalis; *Fs* — fasciculus solitarius; *Fprd* — fasciculus praedorsalis; *Fscv* — fasciculus spino-cerebellaris ventralis; *Fst* — fasciculus spino-thalamicus; *Fv* — fibrae-vestibularis; *Hoi* — hilus olivae inferioris; *Lm* — lemniscus medialis; *Nci* — nucleus centralis inferior; *Narc* — nucleus arcuatus; *ND* — nucleus Deitersi; *Ndnc* — nucleus dorsalis nervi cochlearis; *Nft* — nucleus funiculi teretis; *NnVII* — nucleus nervi facialis; *NnVI* — nucleus nervi abducentis; *NVIIrc* — nucleus acusticus ramus cochlearis; *Npo* — nuclei pontis; *Nvnc* — nucleus ventralis nervi cochlearis; *Nvt* — nucleus vestibularis triangularis; *Oam* — oliva accessoria medialis; *Oi* — oliva inferior; *Po* — pons varolii; *Py* — pyramis; *RdnV* — Radix descendens n. trigemini; *Sgfs* — substantia gelatinosa fasciculi solitarii; *SgR* — substantia gelatinosa Rolandi; *Sr* — substantia reticularis; *Stra* — striae acusticae; *Strs* — stratum superficiale pontis; Raphe.





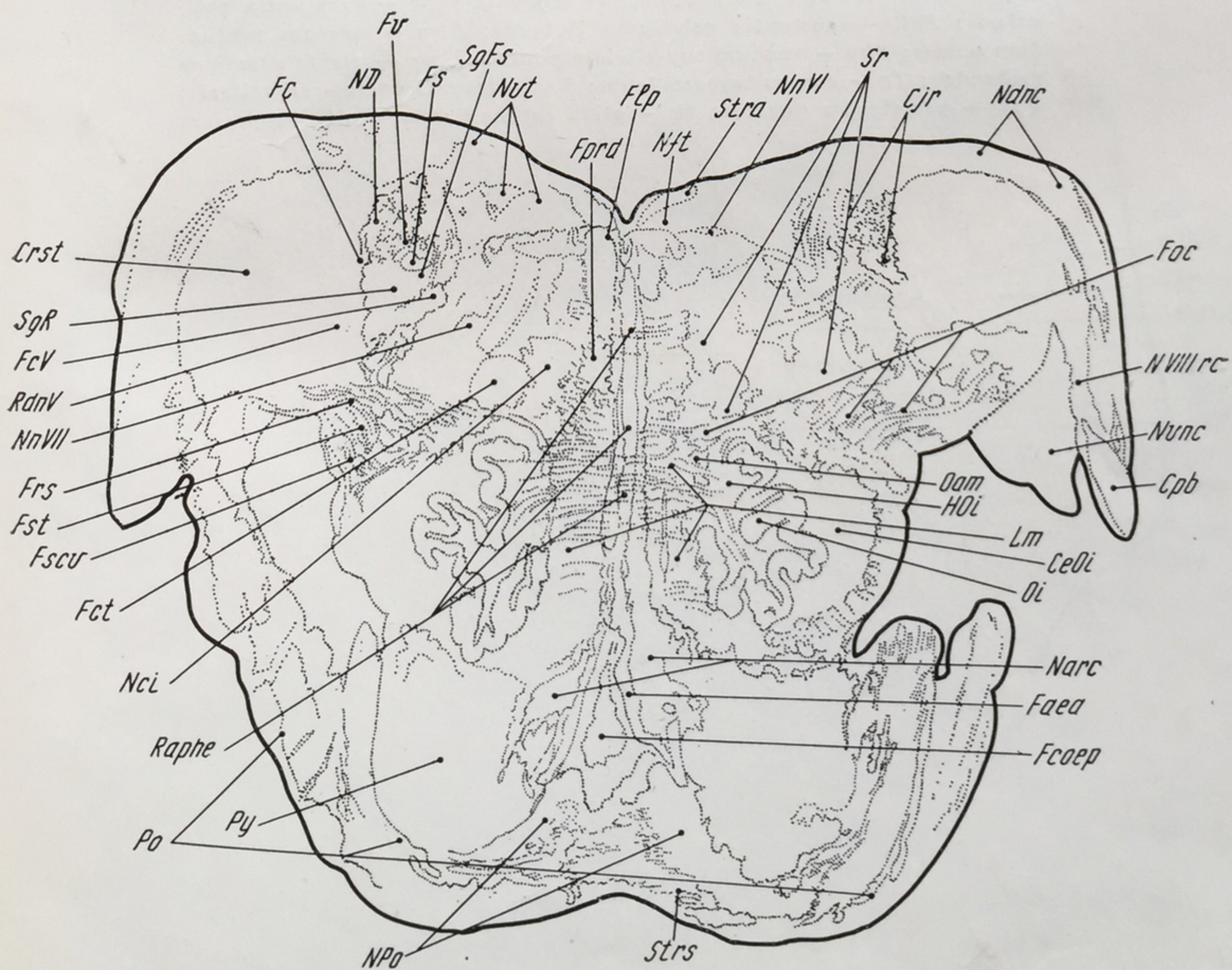
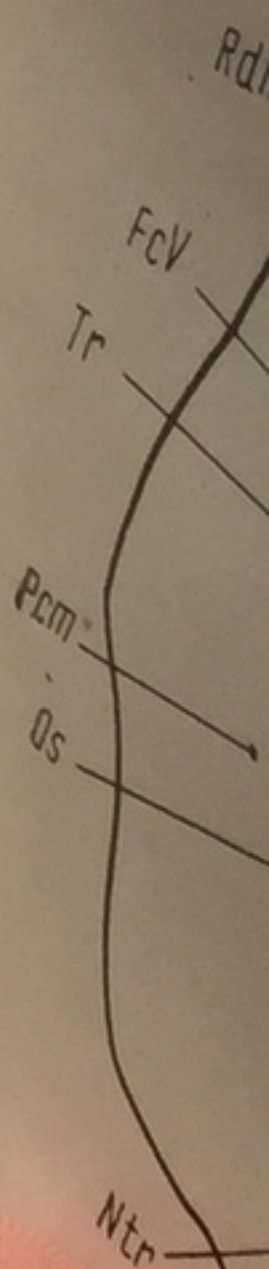




Рис. 12. Варолиев мост. Разрез на уровне ядер отводящего и лицевого нервов (из атласа Института мозга).

*Crst* — corpus restiforme; *FcV* — fibrae concomitans trigemini; *Fct* — fasciculus centralis tegmenti; *Flp* — fasciculus longitudinalis posterior; *Floc* — flocculi; *Frs* — fasciculus rubro-spinalis; *Fscv* — fasciculus spino-cerebellaris ventralis; *Fprd* — fasciculus praedorsalis; *Fst* — fasciculus spino-thalamicus; *Fppo* — fibrae propriae pontis; *Lm* — lemniscus medialis; *m* — fasciculus longitudinalis Schutz; *NaB* — nucleus angularis Bechterevi; *ND* — nucleus Deitersi; *NnVI* — nucleus nervi abducentis; *NnVIac* — nucleus accessorius nervi abducentis; *NnVII* — nucleus nervi facialis; *NVI* — nervus abducens; *NVII* — nervus facialis; *NVIIg* — genu nervi facialis; *NVIIIv* — nervus acusticus ramus vestibularis; *Nft* — nucleus funiculi teretis; *Nov* — nucleus ovalis trigemini; *Npo* — nuclei pontis; *Nrtg* — nucleus reticularis tegmenti; *Nrl* — nucleus reticularis lateralis; *Ntr* — nucleus corporis trapezoidei; *Nvt* — nucleus vestibularis triangularis; *Pcm* — pedunculus cerebelli medius; *Py* — peramis; *RdnV* — radix descendens nervi trigemini; *Sr* — substantia reticularis; *SgR* — substantia gelatinosa Rolandi; *Strp* — stratum profundum pontis; *Strs* — stratum superficiale pontis; *Strap* — striae acusticae profundae; *Tr* — corpus trapezoideum; *Tnc* — tractus nucleo-cerebellaris; *VIV* — ventriculus quartus; *Oc* — oliva cerebelli; *Os* — oliva superior; Raphe.





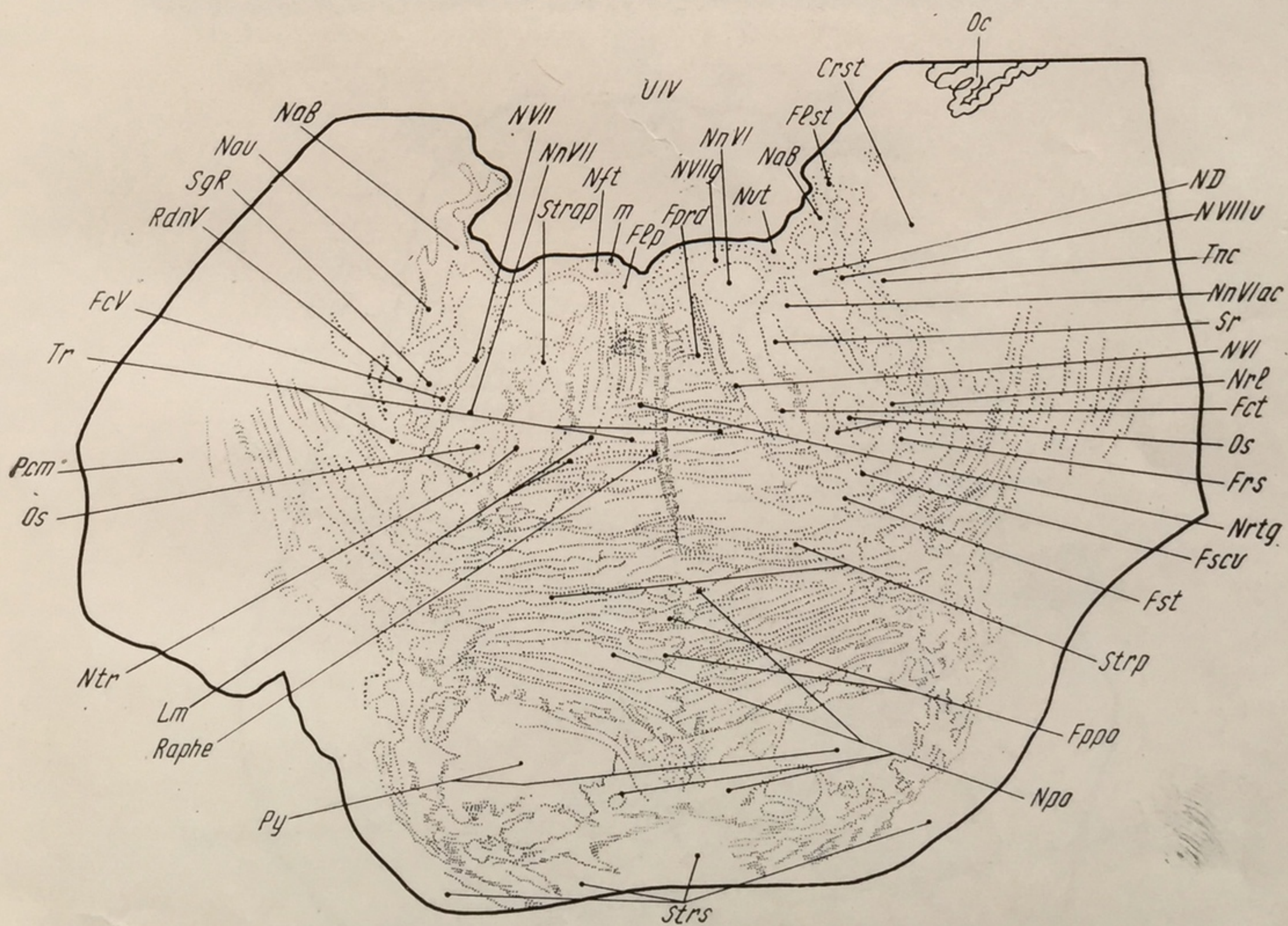
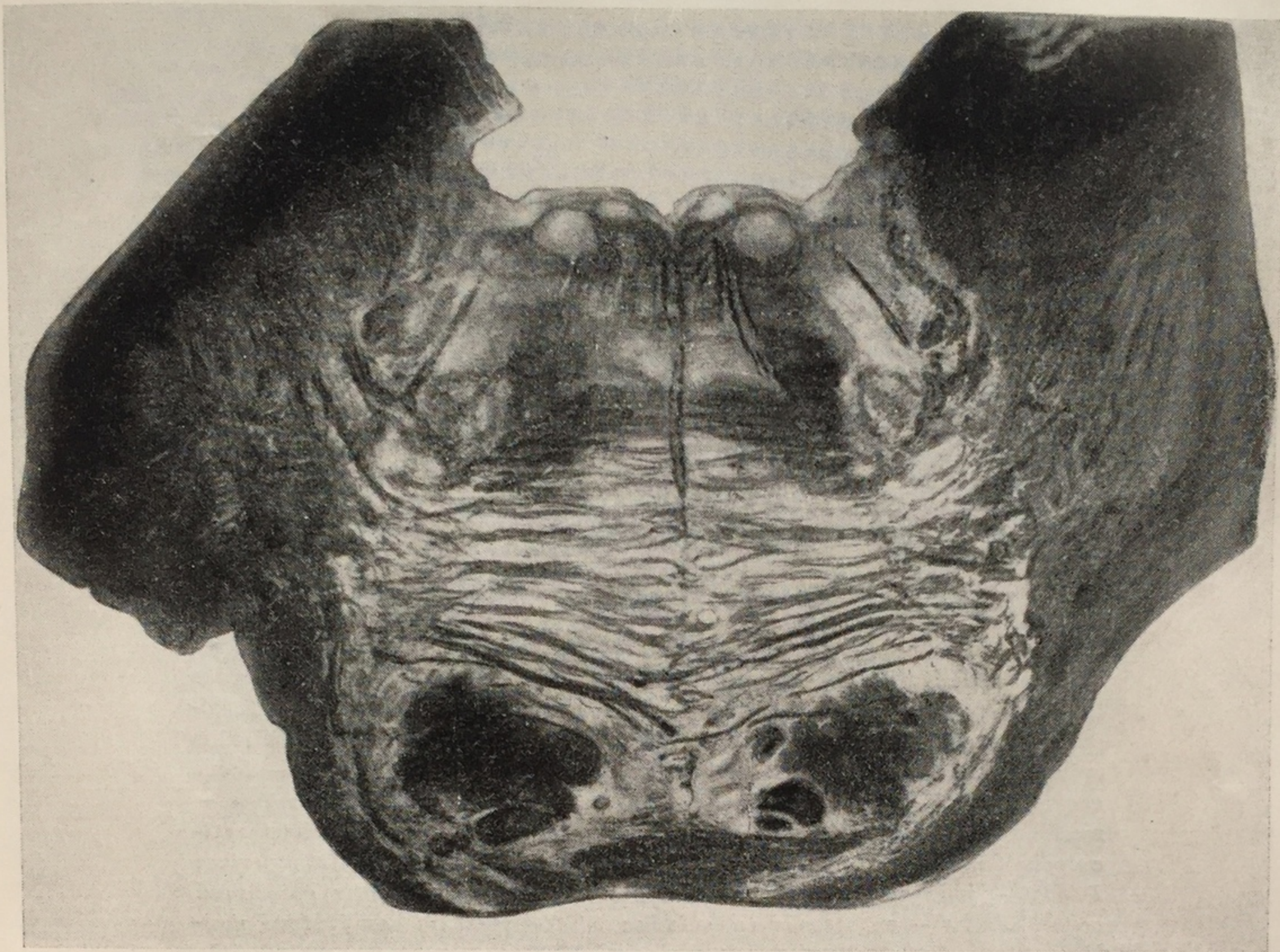
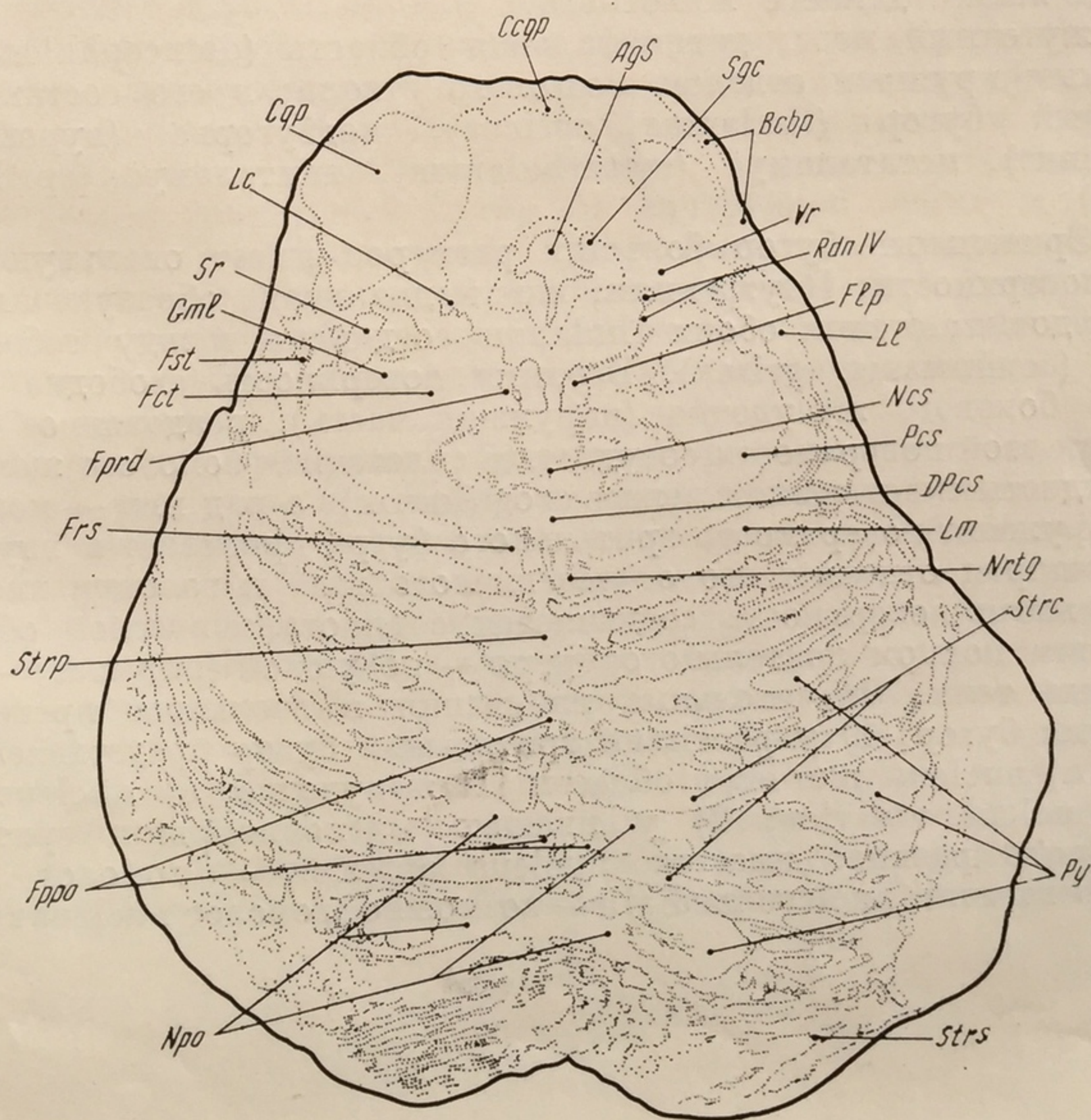
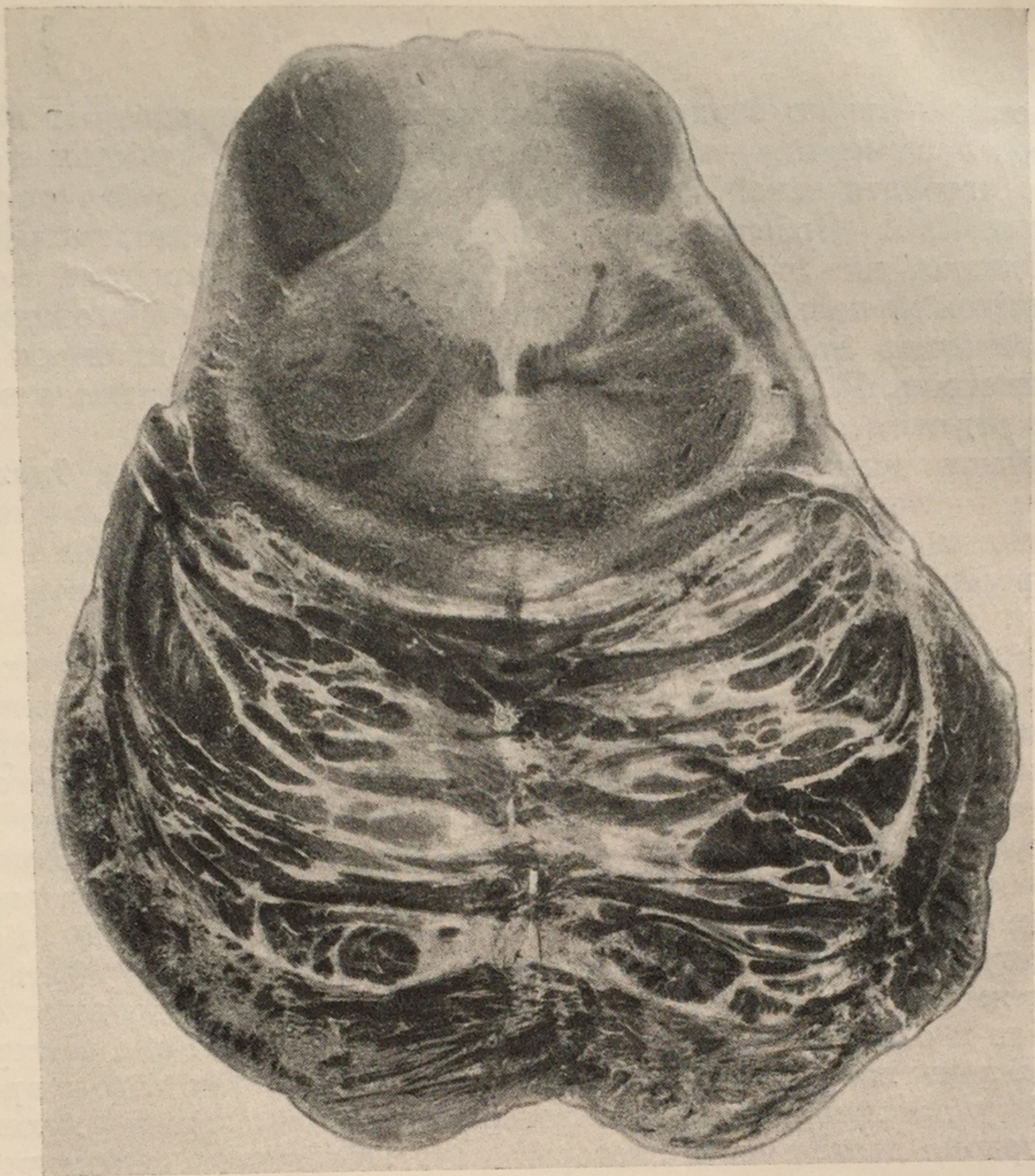




Рис. 13. Варолиев мост. Разрез на уровне верхних отделов задних двухолмий (из атласа Института мозга).

*AqS* — aquaeductus Sylvii; *Bcqp* — brachium corporis quadrigemini posterioris; *Cqp* — corpus quadrigemini posterius; *Ccqp* — commissura corporis quadrigemini posterioris; *Dpcs* — decussatio pedunculorum cerebelli superiorum; *Fct* — fasciculus centralis tegmenti; *Flp* — fasciculus longitudinalis posterior; *Fppo* — fibrae propriae pontis; *Fprd* — fasciculus praedorsalis; *Frs* — fasciculus rubro-spinalis; *Fst* — fasciculus spino-thalamicus; *Gml* — ganglion mesencephalicum laterale; *Lc* — locus coeruleus; *Ll* — lemniscus lateralis; *Lm* — lemniscus medialis; *Ncs* — nucleus centralis superior; *Npo* — nuclei pontis; *Nrtg* — nucleus reticularis tegmenti; *Py* — pyramis; *Pcs* — pedunculus cerebelli superior; *PdnIV* — pars descendens nervi trochlearis; *Sgc* — substantia gelatinosa centralis; *Sr* — substantia reticularis; *Strc* — stratum complexum pontis; *Strp* — stratum profundum pontis; *Strs* — stratum superficiale pontis; *Vr* — radix mesencephalica nervi trigemini.







ные волокна — через верхние ножки мозжечка и направляются в красное ядро, а затем идут в спинной мозг. По своей функции мозжечок связан с автоматической регуляцией движения, положения организма; по данным Л. А. Орбели, он имеет отношение и к вегетативным функциям. Однако, как показали исследования А. И. Карамяна, мозжечок рыб является не только сенсомоторным органом, но и образованием, где могут возникать временные связи. У рыб мозжечок является трофическим центром. У амфибий и птиц эти функции перемещаются в кортикальные отделы.

Развитие высших отделов нервной системы — коры и ближайшей подкорки — сопровождается изменениями в отдельных нижележащих образованиях нервной системы, что в свою очередь приводит к усложнению рефлекторных механизмов, которые начинают носить цепной характер.

Так, известно, что по мере развития мозжечка и больших полушарий у высших животных и у человека отстает в своем развитии четверохолмие, которое у низших животных является главным образованием, координирующим движения. У высших животных проводящие пути, несущие слуховые и зрительные раздражения с периферии, главным образом направляются к соответствующим корковым концам зрительного и слухового анализаторов. У лягушки в зрительном анализаторе существенную роль играет зрительная доля *lobus opticus*, которая соответствует среднему мозгу высших животных. Если отрезать части мозга, лежащие спереди *lobus opticus*, то лягушка продолжает ориентироваться и обходить препятствия на пути (рис. 14). Роль четверохолмия у высших животных значительно ограничена, так как в процессе эволюции у высших животных образовались более сложные механизмы рефлекторной деятельности, которые могут обеспечить ориентировку в условиях жизни данного животного.

Межуточный мозг, диэнцефальная область (*diencerphalon*), является самым крупным отделом мозгового ствола; в его состав входят: зрительный бугор (*thalamus opticus*), подбугорье (*hypothalamus, subthalamus*), метаталамус (*metathalamus*), эпиталамус (*epithalamus*) (рис. 15).

1. Зрительный бугор больших размеров имеет овальную форму, четыре поверхности. Внутренняя, или медиальная, образующая стенку III желудочка; стенки обоих *thalamus* соединены между собой серой спайкой (*commissura grisea*). Верхняя поверхность свободна и образует дно бокового желудочка (наружная часть), разделенное прикрепленным к этой поверхности сосудистым сплетением бокового желудочка. Над сосудистым сплетением лежит свод (*fornix*), а над ним — мозолистое тело. Наружная поверхность зрительного бугра прилегает к внутренней сумке, которая отделяет его от чечевичного тела и головки хвостатого тела. Нижняя поверхность соединяется с гипоталамической областью. Под задним концом зрительного бугра — подушкой (*pulvinar*) — лежат коленчатые тела. Значительные изменения в эволюции претерпевает зрительный бугор: 1) у рептилий зрительный бугор представлен тремя ядрами: а) *nucleus reunies* в области III желудочка, б) *nucleus rotundus et nucleus anterior*; 2) у низших млекопитающих зрительный бугор лучше развит: имеется *nucleus anterior* — гомолог *nucleus anterior* рептилий, *nucleus medialis* — возможно, гомолог *nucleus rotundus*



рептилий; 3) у высших млекопитающих (у приматов) зрительный бугор хорошо организован; формации, существующие у низших млекопитающих, подверглись большой дифференцировке и прогрессивному росту; появляются новые формации по отношению к низшим млекопитающим (рис. 16).

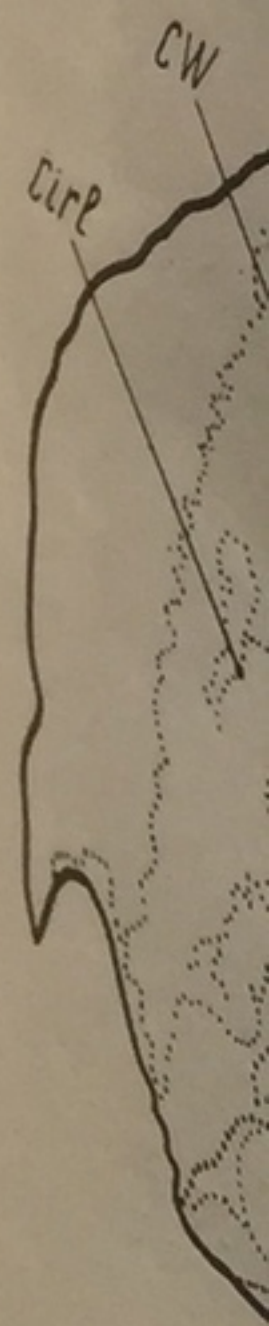
Зрительный бугор у человека имеет очень сложное строение, состоит из большого количества ядер и имеет весьма многочисленные связи как с другими отделами ствола и спинного мозга, так и с высшими отделами центральной нервной системы: с корой большого мозга и с подкорковыми ядрами. Данные о количестве ядер очень разноречивы — от 9 до 14 ядер и больше; некоторые ядра делятся на более мелкие ядра. К основным ядрам зрительного бугра относятся переднее ядро (*nucleus anterior*), наружное, или боковое, ядро (*nucleus lateralis s. extern.*). Переднее ядро у низших млекопитающих разделяется на 3 образования: переднедорсальное, переднемедиальное и передневентральное. В филогенезе переднемедиальное ядро постепенно исчезает. Вентральный отдел наружного ядра, богатый волокнами, выделяется как особое вентральное или вентролатеральное ядро (*nucleus ventralis, s. ventro-lateralis*). В вентральной части наружного ядра выделяется более компактное по своему строению полулунное ядро Флексига (*nucleus semilunaris, s. arcuatus*), или чашковидное ядро. Внутреннее, или медиальное, ядро (*nucleus internus, s. medialis*) по своей структуре сложнее латерального ядра. Внутреннее ядро также делится на наружный и внутренний отделы. Из них наружный отдел особенно хорошо развит у человека и имеет более сложное строение. В нем располагаются: 1) срединное ядро, или *centrum medianum Luisi*. Это ядро богато волокнами и окружено как бы капсулой; 2) парафасцикулярное ядро (*nucleus parafascicularis*). Возможно, что оба ядра принадлежат ретикулярной формации. Заднее ядро *s. nucleus posterior, s. pulvenar thalami optici* очень больших размеров, соединяется с наружным и внутренним ядрами. Основные ядра отделяются друг от друга миелиновыми прослойками — *laminae medullares*. Известны передняя, внутренняя и наружная прослойки (*laminae medullares anterior, interna, externa*). Последняя отделяет зрительный бугор от внутренней сумки и от *Zona reticularis* (рис. 17). Зрительный бугор имеет многочисленные двусторонние связи со стволом и корой большого мозга. Последние образуют вокруг зрительного бугра лучистый венец (*corona radiata thalami*), волокна которого вблизи зрительного бугра образуют ножки — *pedunculi thalami opticae*.

Переднее ядро зрительного бугра частично связано с обонятельной системой, но его роль не ограничивается восприятием обонятельных ощущений: предполагается, что оно имеет связи с лобной долей. *Lamina medullaris anterior* отделяет медиальное ядро от переднего, а *lamina medullaris interna* — от наружного ядра; *lamina grisea periventricularis* отделяет его от III желудочка. Медиальное ядро соединяется с корой и с вегетативными ядрами гипоталамуса. Наружное ядро отделяется от переднего ядра *lamina medullaris anterior*, от медиального ядра — *lamina medullaris interna*, а от внутренней сумки и от *zona reticularis* — *lamina medullaris externa*. Что касается связей наружного ядра, то имеются предположения о его связи с другими ядрами зрительного бугра и корой, главным образом с теменной областью. В перед-

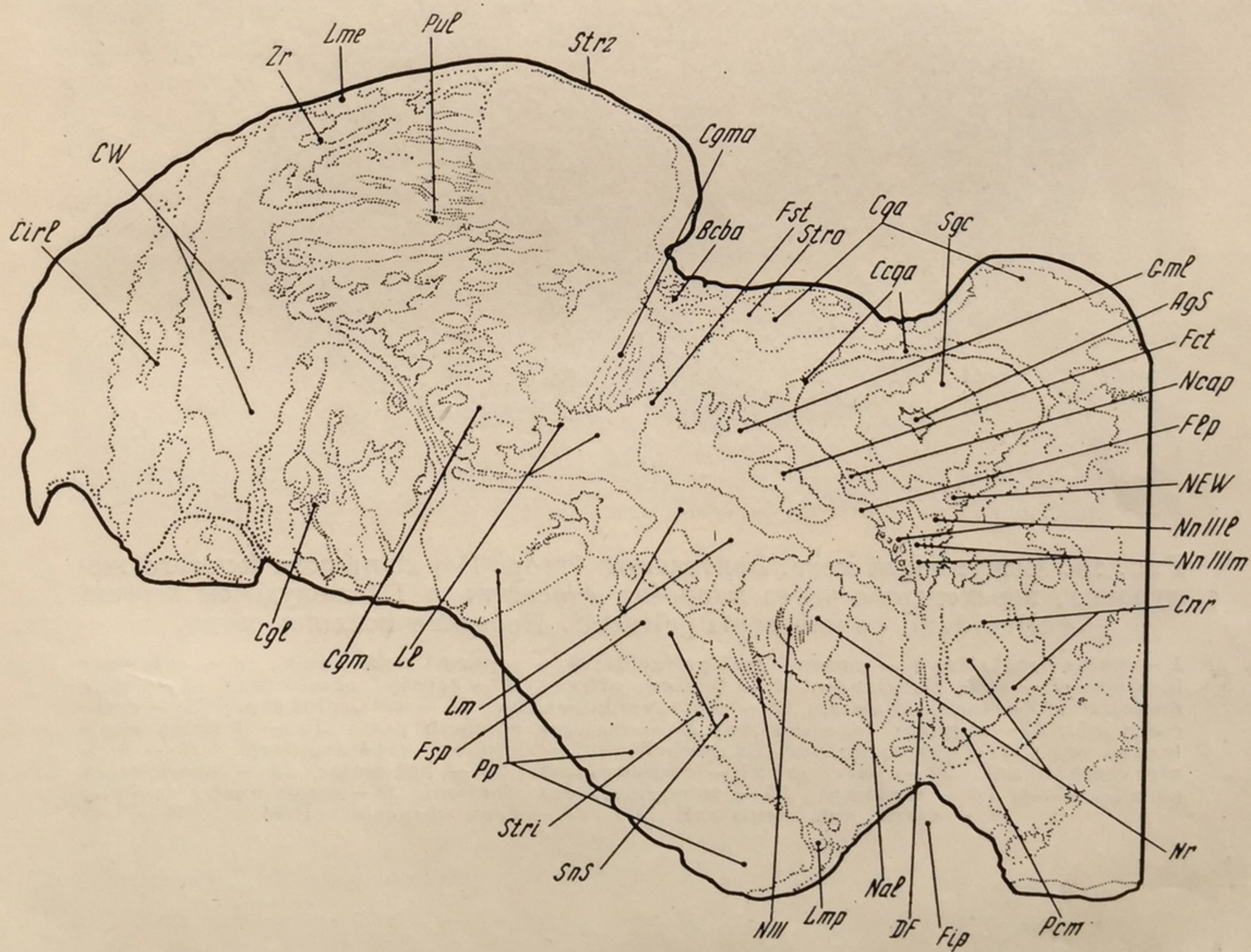


Рис. 14. Ножка мозга. Разрез на уровне красных ядер (из атласа Института мозга).

*AqS* — aquaeductus Sylvii; *Bcqa* — brachium corporis quadrigemini anterioris; *Cqa* — corpus quadrigeminum anterius; *Ccqa* — commissura corporis quadrigemini anterioris; *Cirl* — capsula interna pars retro lenticularis; *Cgl* — corpus geniculatum laterale; *Cgm* — corpus geniculatum mediale; *Cgma* — corpus geniculatum mediale accessorium; *Cnr* — capsula nuclei rubri; *CW* — campus Wernicke; *DF* — decussatio Foreli; *Fct* — fasciculus centralis tegmenti; *Fip* — fossa interpeduncularis; *Flp* — fasciculus longitudinalis posterior; *Fsp* — fasciculus subthalamico-peduncularis; *Fst* — fasciculus spino-thalamicus; *Gml* — ganglion mesencephalicum laterale; *Ll* — lemniscus lateralis; *Lm* — lemniscus medialis; *Lme* — lamina medullaris externa; *Lmp* — fasciculus lemnisci ad pedunculum; *Nal* — nucleus ansae lenticularis; *Ncap* — nucleus commissurae albae posterioris; *NEW* — nucleus Edinger-Westphali; *NnIIIL* — nucleus nervi oculomotorii lateralis; *NIII* — nervus oculomotorius; *NnIIIIm* — nucleus nervi oculomotorii medialis; *Nr* — nucleus ruber; *Pcm* — pedunculus corporis mamillaris; *Pp* — pes pedunculi; *Pul* — pulvinar; *Sgc* — substantia gelatinosa centralis; *Stri* — stratum intermedium pedunculi; *Strz* — stratum zonale; *Stro* — stratum opticum; *SnS* — substantia nigra Soemmeringi; *Zr* — zona reticularis.









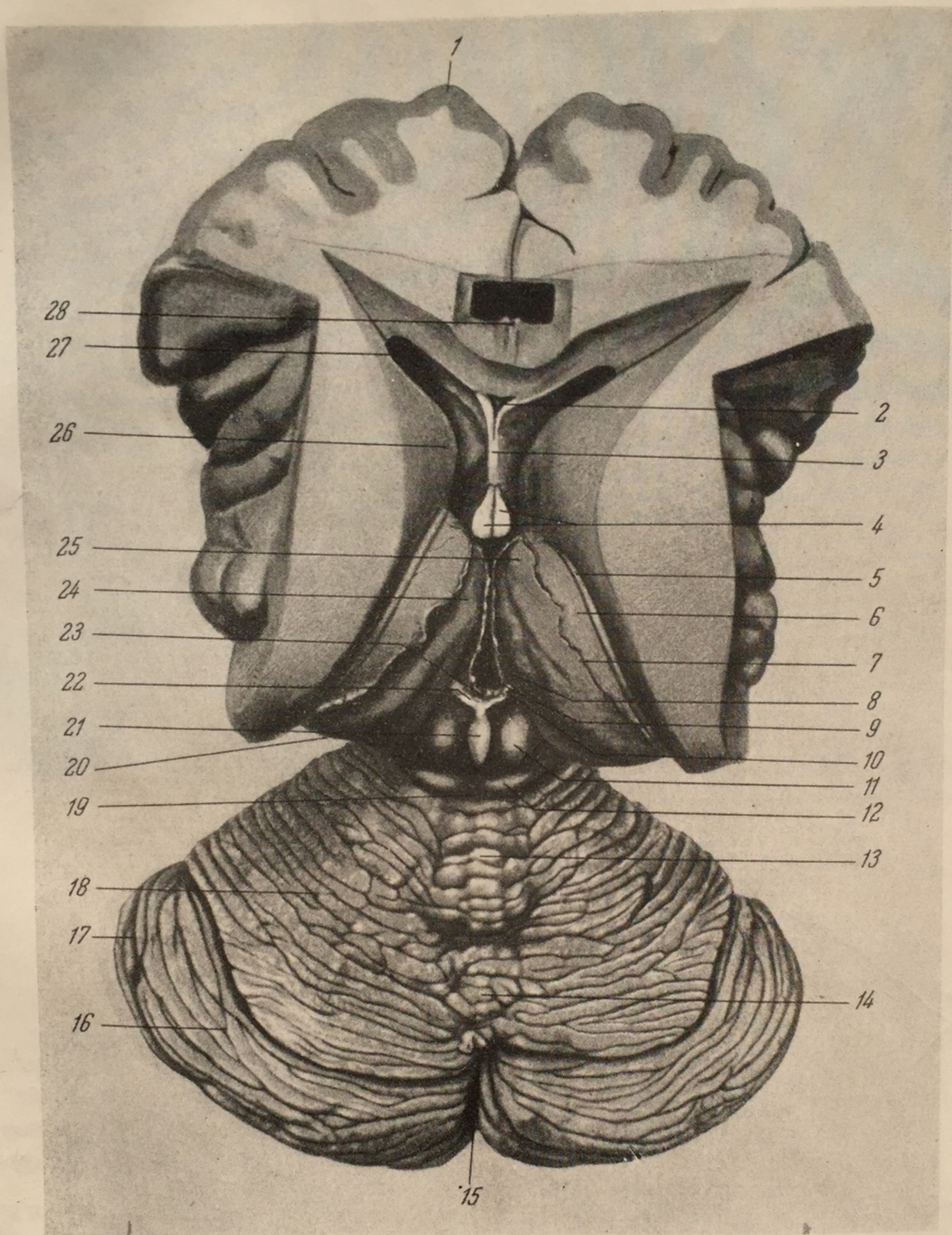


Рис. 15. Межуточный мозг. Зрительный бугор. Передние рога бокового желудочка, переходящие через монроево отверстие в III желудочек septum pellucidum, cavum septi pellucidi. Передние колонки свода.

1 — polus frontalis; 2 — cavum septi pellucidi; 3 — septum pellucidum; 4 — columnae fornicis; 5 — stria terminalis; 6 — lamina affixa; 7 — taenia chorioidea; 8 — stria medullaris; 9 — taenia thalami; 10 — trigonum habenulae; 11 — colliculus sup.; 12 — colliculus inf.; 13 — culmen; 14 — declive; 15 — incisura cerebelli post; 16 — lobulus semilunaris sup.; 17 — sulcus horizontalis cerebelli; 18 — lobulus quadrangularis; 19 — incisura cerebelli ant.; 20 — pulvinar; 21 — corpus pineale; 22 — habenula; 23 — commissura post (cerebri); 24 — thalamus; 25 — tuberculum ant. thalami; 26 — caput nuclei caudati; 27 — cornu ant. ventriculi lat.; 28 — genu corporis callosi.



них отделах вентрального ядра заканчиваются мозжечковые волокна (верхние мозжечковые ножки); в более задних — волокна медиальной петли и *fasciculus spinothalamus*, а затем волокна *nervi trigemini*. Волокна вентрального ядра связаны с корой задней центральной извилины непосредственно и через наружное ядро зрительного бугра. В *pulvinar* заканчиваются волокна зрительного канатика, идущего от сетчатки к зрительной коре. Высказывается предположение, что *pulvinar* в функциональном отношении является более сложным образованием, но этот интересный вопрос еще недостаточно изучен.

Из зрительного бугра в ствол, мозжечок идут волокна *fasciculus thalamo-rubro-olivaris* (В. М. Бехтерев), *fasciculus thalamospinalis* и др. Зрительный бугор соединен волокнами с подкорковыми ядрами с *putamen*, *globus pallidus*, *nucleus caudatus*. Эти волокна идут как от зрительного бугра в подкорковые узлы, так и обратно от последних в зрительный бугор. Таким образом, *thalamus opticus* является связующим звеном между стволом и корой большого мозга. Зрительный бугор получает импульсы самого разнообразного происхождения и посылает их к коре и к подкорковым образованиям. При помощи кортикоталамических волокон он получает импульсы не только из центральных извилин, но и из других отделов коры. Зрительный бугор представляет собой промежуточную инстанцию переключения афферентных импульсов на корковые нейроны. В то же время он является сложным образованием, где перерабатываются поступающие к нему импульсы и замыкаются филогенетически более старые рефлекторные дуги.

Наиболее установленные рефлекторные механизмы, связанные со зрительным бугром, относятся прежде всего к чувствительным функциям организма. Сложным функциональным особенностям этого образования соответствуют и весьма многочисленные связи его как с различными частями промежуточного мозга и нижележащими отделами центральной нервной системы, так и с высшими отделами центральной нервной системы — корой больших полушарий. Экспериментальные и клинические наблюдения показали, что зрительный бугор является морфологическим субстратом рефлекторных механизмов различных видов чувствительных, двигательных и вегетативных функций и, в частности, движений мышц лица, конечностей, дыхания, кровообращения, пульса, кровяного давления и т. д.

Зрительные бугры имеют связи с мозжечком через оканчивающиеся здесь волокна верхней ножки мозжечка. Сюда же приходят волокна вкусовых нервов; установлена роль зрительного бугра в механизмах обоняния. Известно, что меньшая часть волокон зрительного тракта оканчивается в подушке (*pulvinar*) зрительного бугра, самая значительная часть зрительного тракта оканчивается в наружных коленчатых телах промежуточного мозга. Волокна кожной и мышечно-суставной чувствительности, идущие в большие полушария, также прерываются в зрительном бугре.

У низших позвоночных, где кора еще весьма слабо развита, зрительный бугор является высшим центром, воспринимающим все афферентные раздражения организма. По мере же развития кора становится конечной стадией всех рецеptions.

2. Подбугорье (*hypothalamus*) образует дно III желудочка и его наружные стенки в нижних их отделах. К подбугорью относят сосковид-



Рис. 16. Межуточный мозг. Разрез через зрительный бугор. III желудочек на уровне воронки (in) и серого бугра (Tc) (из атласа Института мозга).

*CF* — campus Foreli; *Cfo* — columnae fornicis; *Cip* — capsula interna; *CL* — corpus Luysi; *Gml* — corpus mamillare laterale; *Cmm* — corpus mamillare mediale; *Cospm* — commissura supramamillaris; *e* — nucleus externus corporis mamillaris medialis; *Fmp* — fasciculus mamillaris princeps; *Fp* — fibrae perforantes; *Frtf* — fasciculus retroflexus Meynerti; *Ghb* — ganglion habenulae; *H<sup>1</sup>* — fasciculus thalamicus Foreli; *H<sup>2</sup>* — fasciculus lenticularis Foreli; *i* — nucleus internus corporis mamillaris medialis; *In* — infundibulum; *Lme* — lamina medullaris externa; *Nalnt* — nucleus ansae lenticularis; *Narc* — nucleus arcuatus; *NcM* — nucleus commissurae Meynerti; *NL* — nucleus Luysi; *Nmi* — nucleus mamillo-infundibularis; *Ni* — nucleus internus thalami optici; *Ne* — nucleus externus thalami optici; *Nr* — nucleus ruber; *Nv* — nucleus ventralis thalami optici; *Pp* — pes pedunculi; *SnS* — substantia nigra Soemmeringi; *Strz* — stratum zonale; *Tc* — tuber cinereum; *Tho* — thalamus opticus; *Tt* — taenia tecta; *Tro* — tractus opticus; *Zr* — zona reticularis; *Zi* — zona incerta; *VIII* — ventriculus tertius.



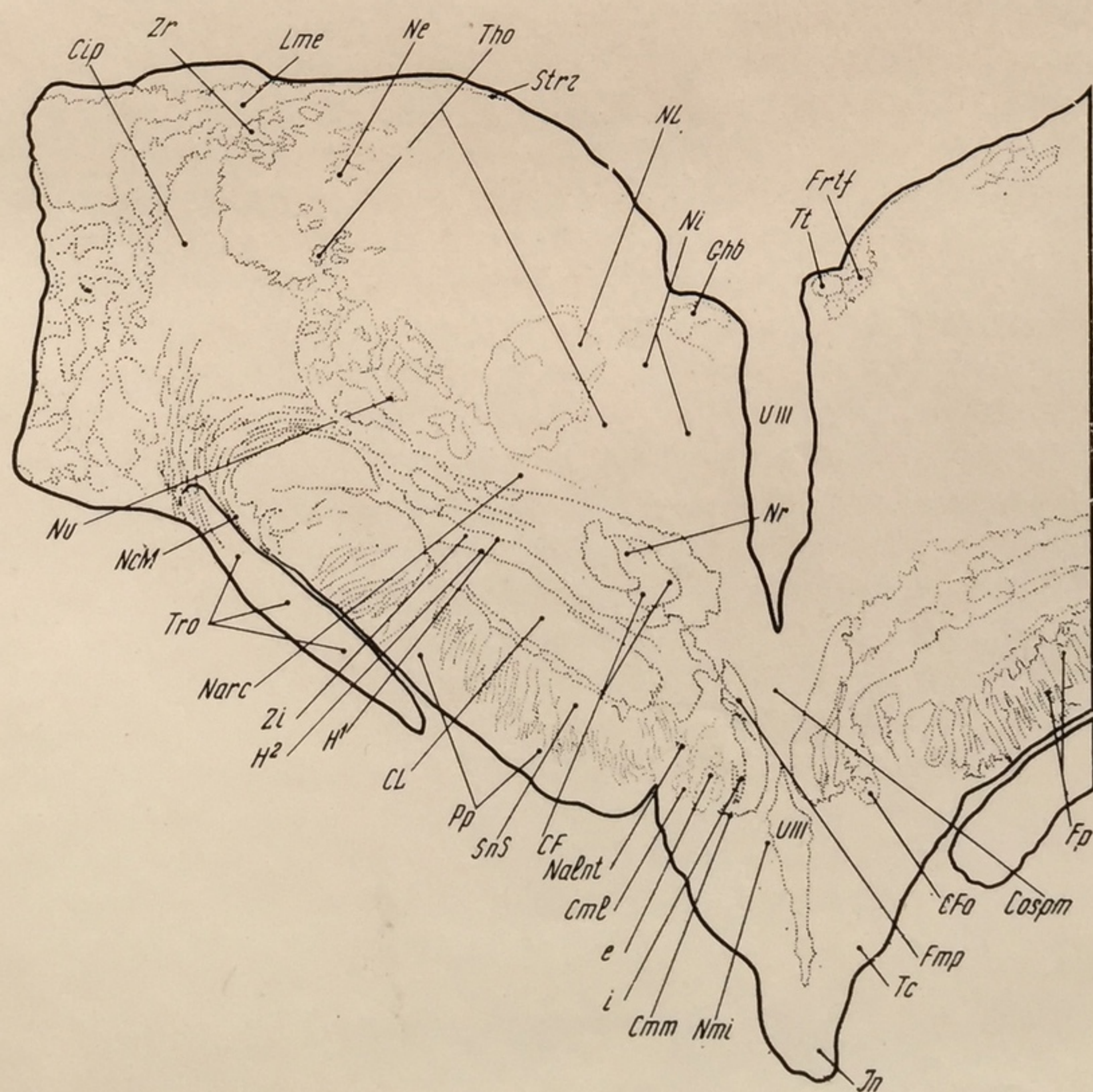
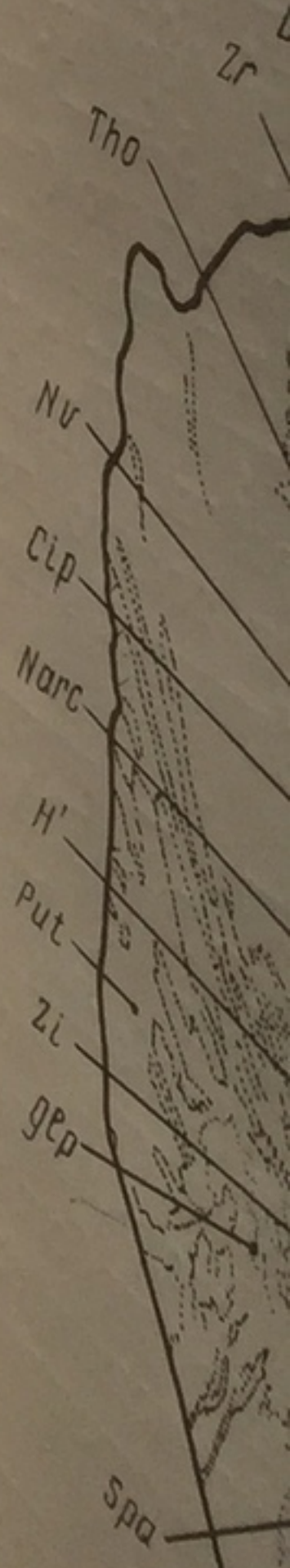


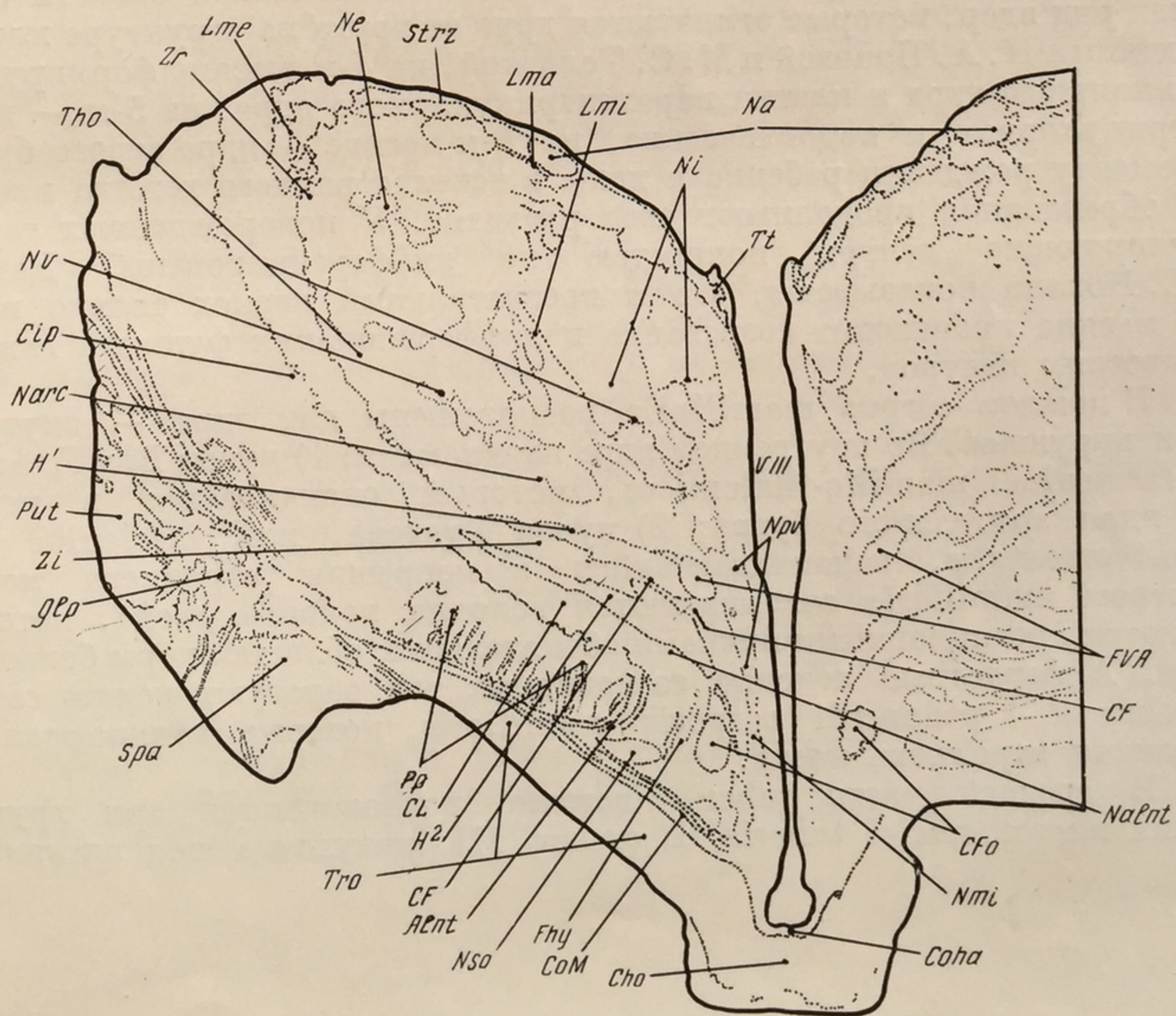


Рис. 17. Промежуточный мозг. Разрез проходит через thalami optici, полость III желудочка и chiasma opticorum (из атласа Института мозга).

*Alnt* — ansa lenticularis; *CF* — campus Foreli; *CFo* — columnae fornicis; *Cho* — chiasma opticorum; *Cip* — capsula interna; *CL* — corpus Luysi; *CoM* — commissura Meinerti; *Coha* — commissura hypothalamica anterior; *Fhy* — fasciculus hypophyseus; *FVA* — fasciculus Vicg d'Azyri; *Glp* — globus pallidus; *H<sup>1</sup>* — fasciculus thalamicus Foreli; *H<sup>2</sup>* — fasciculus lenticularis Foreli; *Lma* — lamina medullaris anterior; *Lmi* — lamina medullaris interna; *Lme* — lamina medullaris externa; *Na* — nucleus anterior thalami optici; *Nalnt* — nucleus ansea lenticularis; *Ne* — nucleus externus thalami optici; *Ni* — nucleus internus thalami optici; *Narc* — nucleus arcuatus thalami optici; *Nmi* — nucleus mamillo-infundibularis; *Npv* — nuclei periventricularis; *Nso* — nucleus supra-opticus; *Nv* — nucleus ventralis thalami optici; *Put* — putamen; *Pp* — pes pedunculi; *Spa* — substantia perforata anterior; *Tho* — thalamus opticus; *Strz* — stratum zonale; *Tt* — taenia tecta; *Tro* — tractus opticus; *Zi* — zona incerta; *Zr* — zona reticularis; *VIII* — ventriculus tertius.









ные тела (*corpora mamillaria*), серый бугор (*tuber cinereum*), воронку (*infundibulum*), зрительный перекрест (*chiasma opticum*) и концевую пластинку (*lamina terminalis*).

По сравнению с другими отделами переднего мозга (М. С. Кахан, Н. А. Попова) гипоталамическая область является филогенетически древним образованием. В нервной системе ланцетника имеются клетки, функционально однозначные гипоталамической области.

У рыб гипоталамическая область развита хорошо и имеет сходство со структурой этой области у высших животных. Значительное развитие гипоталамической области у рыб, по-видимому, объясняется большим развитием вкусового аппарата, расположенного по всей поверхности тела, а также барорецепторов.

У рептилий гипоталамическая область развита сильнее, чем у амфибий. Однако меньше, чем у рыб, у рептилий образуются новые ядра и больше развиты мамиллярные тела. В мозгу птиц дифференцировка гипоталамических ядер еще более выражена: они получают импульсы из обонятельных образований, сетчатки и полосатых тел; у млекопитающих в этой области можно обнаружить еще ряд новых ядер. Гипоталамические ядра всех млекопитающих в основных чертах имеют общий план строения, но с изменением вида животных меняется структура этих ядер. Наиболее сложно дифференцирована структура гипоталамуса у грызунов, несколько меньше у собак; невелик размер подбугорья по отношению ко всему мозгу у приматов, включая человека, но оно имеет многочисленные связи почти со всеми образованиями коры. Изучение мозга в эмбриологическом развитии показало, что гипоталамус образуется из передних отделов нервной трубки, из второго мозгового пузыря (диэнцефалона); в дальнейшем полость пузыря превращается в III желудочек. У 5-недельного зародыша человека все эти образования определяются макро- и микроскопически. В гипоталамической области образуется ряд ядер, которые отличаются друг от друга по структуре клеток. По данным Н. А. Поповой и М. С. Тольской, на 4-м месяце формируются мамиллярные ядра и клетки паравентрикулярного ядра, на 5-м — паравентрикулярные и надоптические, на 6-м месяце — ядра серого бугра. К моменту рождения ребенка и даже в течение раннего детства клеточные образования продолжают свое развитие. У новорожденных терморегулирующие центры полностью не дифференцированы. Данные М. С. Кохана показывают, что в постнатальный период только после 3-го месяца происходит созревание и дифференциация функций гипоталамических центров.

В каждом *corpus mamillaria* расположены два ядра — внутреннее и наружное. Во внутреннем ядре начинаются: 1) пучок Вик Д'Азира — *fasciculus mamillo-thalamicus*, который оканчивается в переднем ядре зрительного бугра; 2) пучок Гуддена, или *fasciculus mamillo-tegmentalis*, заканчивающийся в покрышке варолиева моста. В *corpora mamillaria* заканчиваются волокна колонок свода, которые являются проекционными пучками обонятельных областей коры большого мозга. Афферентные волокна сосковидных тел образуют ножки сосковидных тел — *pedunculi corporis mamillaris*, которые начинаются из покрышки варолиева моста.

В средней части *tuber cinereum* располагаются три группы мелких клеток *nuclei tuberis*. В стенке III желудочка под эпендимой



лежит паравентрикулярное ядро *nucleus paraventralis*, состоящее из крупных клеток. Почти из таких же клеток состоит супраоптическое ядро (*nucleus supraopticus*), лежащее у зрительного перекреста. Около наружного ядра сосковидного тела расположено *nucleus mamillo-infundibularis*, около *tuber cinereum* располагается переднее ядро бугра *nucleus ventralis tuberculi*. Ядра гипоталамуса соединены двусторонне с гипофизом.

Существуют и другие деления гипоталамуса на области и ядра. Русси и Мозинже (Roussy и Mosinger) делят его на переднюю и заднюю части. Ле Грос Кларк, Куленбек (Clark, Kuhlenbeck) выделяют в ней 5 частей: преоптическую зону, переднюю, среднюю, боковую и заднюю группы клеток. По данным Шаррер (Scharer) и др., клетки этих ядер имеют особое строение, в них наблюдаются явления секреции. Гипоталамические центры имеют внутреннюю секрецию. Верней (Verney) подчеркнул, что ядра гипоталамической области имеют обильную васкуляризацию. Особенно сильно развита артериальная сеть в супраоптическом и паравентрикулярных ядрах. Каждая клетка этих ядер находится под гуморальным влиянием с 2—3 капиллярами. Гистофизиологические исследования субстрата гипоталамуса (Русси и Мозинже) показали, что он состоит из 3 групп нейронов: вегетативные нейроны, экситосекреторные и ассоциативные нейроны.

Гипоталамическая область обладает многочисленными связями с различными образованиями мозга. Она имеет волокна, посредством которых осуществляются двусторонние связи с теменной и лобной областями. Ядра гипоталамуса имеют двусторонние связи с ядрами зрительных бугров, полосатых тел и черного вещества мозга. От паравентрикулярных ядер некоторые волокна спускаются в средний мозг, где часть волокон прерывается в сером веществе, окружающем силвиев водопровод, а оттуда направляются в ствол мозга, образуя пучок Шютце. Некоторая часть этих волокон оканчивается в ядрах варолиева моста и продолговатого мозга. Очень богатые связи имеются между ядрами гипоталамической области и ретикулярной формации. Ле Грос Кларк и его сотрудники обнаружили более непосредственное взаимодействие корковых и гипоталамических функций. Он показал, что импульсы от разных отделов гипоталамуса могут быть непосредственно через моносинаптические связи проецированы на специфические области коры.

По мнению Ле Грос Кларк и Майера (Clark, Meyer), гипоталамус влияет на мозговую кору через посредство определенных основных ядер таламуса, которые проецируются на соответствующие поля коры.

Импульсы от гипоталамуса на кору могут передаваться через переднее и дорсо-медиальное ядра, из которых они проецируются прямо на специфические для них области коры. Переднее ядро получает эфферентные импульсы из сосковидного ядра через *fasciculus* или *tractus mamillo-thalamicus*, *fasciculus Vig d'Azyr*. По мнению Ле Грос Кларк, переднее ядро зрительного бугра, сосковидное тело, пучок Вик д'Азира и всю кору лимбической области ошибочно относили к системе обонятельного мозга. Основанием для ошибочных взглядов послужило то, что в сосковидном теле заканчивался свод (*fornix*), который начинается в гиппокампе, по функции относившийся ранее к обонятельной коре. Критический пересмотр, сделанный Броделем (Brodal, 1947), а также более точное описание Ле Грос Кларком и Майером (1947) обонятельных путей



у кролика и Майером и Алисоном (Meyer, Allison, 1949) у обезьян показали с очевидностью несостоятельность этой точки зрения. Существует предположение, что гиппокамп и система fornix являются частью общей цепи. Эту цепь, как предполагает Ле Грос Кларк, составляют гиппокамп, сосковидное тело, переднее ядро зрительного бугра, кора лимбической области (cingulum). Она не является замкнутой, так как клетки сосковидного тела могут получать импульсы и через волокна (проходящие в ножках сосковидных тел), которые начинаются в среднем мозгу, в *nucleus ventralis tegmenti* [Фокс (Fox, 1941)].

Дорсо-медиальное ядро проецирует импульсы из гипоталамуса в лобную кору мозга. После изучения отношения различных образований этого ядра к определенным корковым частям мозга человека, подвергавшегося лоботомии, Майером, Беком (Meyer, Beck, 1947) и др. была установлена проводящая система: подбугорье — дорсо-медиальное ядро — лобная кора. Дорсо-медиальное ядро имеет связь с лобным полюсом полушария у всех млекопитающих, но у низших млекопитающих она выражена очень слабо.

Загер (Sager, 1955) выявил волокна, исходящие из супраоптического ядра к лобной доли. В лобной области существуют две определенные области, оказывающие прямое влияние на гипоталамус. Одна расположена между моторной корой и лобными гранулярными полями коры, другая — на орбитальной поверхности лобной коры. Кроме того, имеются косвенные пути, по которым импульсы от передней коры передаются в гипоталамус.

Ле Грос Кларк на обезьянах показал мощные проекции прямых кортико-гипоталамических волокон, идущих примерно из премоторной коры, поля 6 к вентро-медиальным ядрам (*hypothalami*). Эта связь является билатеральной, волокна пересекаются в *nostrum corporis callosi*. От корковых полей также направляются прямые волокна, или коллатерали, в переднюю область гипоталамуса, в дорсо-медиальные и паравентрикулярные ядра, но эти волокна не так многочисленны, как те, которые достигают вентро-медиальных ядер гипоталамуса. Ле Грос Кларк полагает, что наличие довольно многочисленных корковых связей с вентро-медиальным гипоталамусом, а также физиологические эксперименты (электрическое возбуждение этой области) дают основание полагать, что эта область гипоталамуса является местом переключений для ряда процессов, контролирующих вегетативные функции. Уорд и Мак Калох (Word, McCulloch, 1947) электрофизиологическими опытами установили наличие прямых кортикальных связей с паравентрикулярными и супраорбитальными ядрами. Эти ядра с помощью эфферентных волокон связаны с *neurohypophysis*, что обеспечивает путь, по которому деятельность коры лобной области может влиять на функцию гипофиза. Майер в 1949 г. на материале, полученном в результате лоботомии, показал, что корковые волокна берут начало в области премоторной коры. Они соответствуют, очевидно, тем волокнам, которые были найдены Уордом и Мак Калохом у обезьян. В основном они оканчиваются в ядрах задней и медиальной части сосковидного тела. Роль этих систем еще не выяснена, что в известной степени зависит от неясности роли и функций сосковидного тела.

Экспериментальные исследования и клинико-биохимические наблюдения показали значение функциональных механизмов гипоталамуса для



таких жизненно важных метаболических процессов организма, как регуляция различных видов обмена (белкового, углеводного, водного, минерального, жирового), терморегуляции, регуляции тонуса сердечно-сосудистой системы, дыхательной активности, гормональных желез и процессов (Н.И. Гращенков, М.С. Кохана, Загер). Гипоталамус является одной из важнейших областей мозга, коррелирующих большинство вегетативно-трофических, нейро-гуморальных, а также психических отправления организма.

Гесс (Hess), работавший с макроэлектродами, показал, что в гипоталамусе можно выделить две существенно отличающиеся функциональные области. Раздражение заднего гипоталамуса вызывает преимущественно симпатомиметические, а раздражение переднего гипоталамуса — парасимпатические реакции. Гесс рассматривает задний гипоталамус как эрготропную, симпатикомиметическую зону, а переднюю часть как трофотропную — парасимпатическую зону. Гесс называет эрготропную зону также динамогенной зоной, а трофотропную — седативной зоной. В области мозгового ствола и ретикулярной формации [Марруцци (Maruzzi), Магоун (Magoun)] мезэнцефальная часть также обладает преимущественно симпатикомиметическими — эрготропными, а задняя — преимущественно парасимпатическими — трофотропными функциями. Таким образом, в гипоталамусе и ретикулярной формации имеются в известной степени антагонистические взаимоотношения функций, представляющие характер общего биологического принципа, необходимого для регуляции деятельности мозга.

Ретикулярная, сетевидная формация располагается в спинном мозгу и в стволе до межуточного мозга включительно.

Ретикулярная формация состоит из многочисленных волокнистых образований и из клеток разнообразной формы и величины. Местами клетки образуют ядра, но в основном ретикулярная формация плохо отграничена от окружающих образований. Ее волокнистая структура переплетается со всеми проходящими здесь двигательными и чувствительными путями.

В верхних отделах спинного мозга ретикулярная формация располагается в боковых столбах между передними и задними рогами; в продолговатом мозгу, в варолиевом мосту, в среднем мозгу филогенетически более новыми образованиями (пирамидные и кортико-мостовые волокна, медиальная петля) она отодвигается в покрывку ствола мозга. В межуточном мозгу ретикулярная формация находится в субталамической области и в зрительном бугре.

Наличие широко представленной сети ретикулярной формации создает возможность передачи раздражения кратчайшим путем с одного анализатора на другой. Отдельные звенья одного анализатора при помощи ретикулярной субстанции имеют возможность установить связь с отдельными звеньями другого анализатора на различных уровнях мозгового ствола, причем в филогенетически более старых отделах эта связь представлена шире и многообразнее, чем в более новых отделах.

У животных эта формация имеет более широкое распространение в стволе мозга, чем у человека.

Конечный или большой мозг состоит из двух полушарий, разделенных между собой глубокой продольной бороздой (*fissura longitudinalis*). В глубине ее они соединены мозолистым телом (*corpus callosum*). По



своей величине конечный мозг у человека превышает все остальные отделы центральной нервной системы и покрывает полностью весь ствол и мозжечок. Вес мозга колеблется от 900 до 2000 г. По весу мозг человека уступает только мозгу слона (4600 г) и кита (2800 г).

К образованиям конечного мозга принадлежат: передняя комиссура (*commissura anterior*), свод (*fornix*), мозолистое тело. Мозолистое тело — большая спайка состоит из волокон, соединяющих различные области полушарий мозга. Мозолистое тело относится к новой коре. В филогенетическом отношении по величине оно самое большое у человека. Средняя часть мозолистого тела называется стволом (*truncus corporis callosi*), передняя изогнутая часть — коленом (*genu corporis callosi*), нижняя часть его переходит в клюв (*rostrum corporis callosi*), задний отдел постепенно утолщается, образуя валик (*splenium corporis callosi*).

Поперечные волокна мозолистого тела, входя в полушарие, расходятся веерообразно, образуя лучистость мозолистого тела (*radiatio corporis callosi*).

Под мозолистым телом проходит свод — парное образование, которое состоит из двух дуг, соединенных в центральной части: спереди он делится на колонки свода (*columnae fornicis*), а кзади — на ножки (*crura fornicis*). Задние ножки соединены спайкой свода (*commissura fornicis* s. *psalterium*, s. лира Давида). Волокна передних ножек свода направляются в сосковидные тела, а задние — в кору аммонова рога. В толще белого вещества полушарий лежат боковые желудочки и подкорковые узлы. Боковые желудочки подразделяются на центральную часть (*cella media*) и отходящие от нее рога (*cornua*); кпереди в лобную долю распространяется передний рог (*cornua anterius*), кзади лежит еще рог (*cornu posterius*), книзу — нижний рог (*cornu inferius*). Передний рог соединяется с III желудочком через монроево отверстие (см. рис. 15).

Подкорковые, центральные, или базальные, узлы располагаются в белом веществе полушарий (рис. 18, 19, 20). К ним относятся: хвостатое ядро (*nucleus caudatus*), чечевичное ядро (*nucleus lenticularis*), миндалевидное ядро (*nucleus amygdalaria*), ограда (*claustrum*).

Хвостатое ядро окружает в виде дуги зрительный бугор и чечевичное тело. В нем различают переднюю расширенную часть, или головку (*caput nuclei caudati*), имеющую отношение к переднему рогу бокового желудочка; кзади головка переходит в тело, а затем в хвост хвостатого ядра. Чечевичное тело (*corpus lenticularis*) располагается кнаружи от хвостатого тела, их разделяет переднее бедро внутренней сумки, а от зрительного бугра его отделяет заднее бедро внутренней сумки. Чечевичное ядро прослойкой белого вещества делится на скорлупу (*putamen*) и бледный шар (*globus pallidus*), отличающиеся друг от друга по строению и развитию. Бледный шар в свою очередь делится на два членика, также различные по происхождению (Л. А. Кукуев).

К наружной поверхности скорлупы прилегает белое вещество — наружная сумка (*capsula externa*), которая отделяет скорлупу от ограды (*claustrum*), а крайняя сумка (*capsula externa*) отделяет ограду от коры островка. В задних отделах сублентиккулярной области находится миндалевидное ядро (*nucleus amygdalaris, amygdala*), имеющее сложное строение и образованное дифференцированными ядрами.



Подкорковые узлы имеют многочисленные связи, которые еще недостаточно выяснены. Спорным является вопрос о существовании непосредственной связи стриопаллидарной системы с корой. Однако за последнее время возникло мнение о наличии прямой связи между бледным члеником, чечевидным ядром и корой. Очень богаты связи подкорковых узлов со зрительным бугром, с ядрами межуточного мозга, с субталамической областью и особенно с красным ядром, в котором объединяются импульсы от многих образований экстрапирамидной системы. Базальные узлы имеют комиссуральные волокна [комиссура Мейнерта (Meynert)].

Наличие многочисленных связей между центральными узлами с другими образованиями мозга объясняется тем, что они делятся субстратами многочисленных безусловно-рефлекторных, условнорефлекторных процессов. Они участвуют в регуляционных механизмах, осуществляющих общие движения — локомоторные функции бега, лазания и т. д. Эти движения у животных не утрачиваются и после удаления коры. Развитие таких движений у человека приводит к тому, что высшей инстанцией, координирующей его сложные двигательные функции, становится кора большого мозга. Однако рефлекторные механизмы центральных узлов при этом не исчезают, не утрачива-

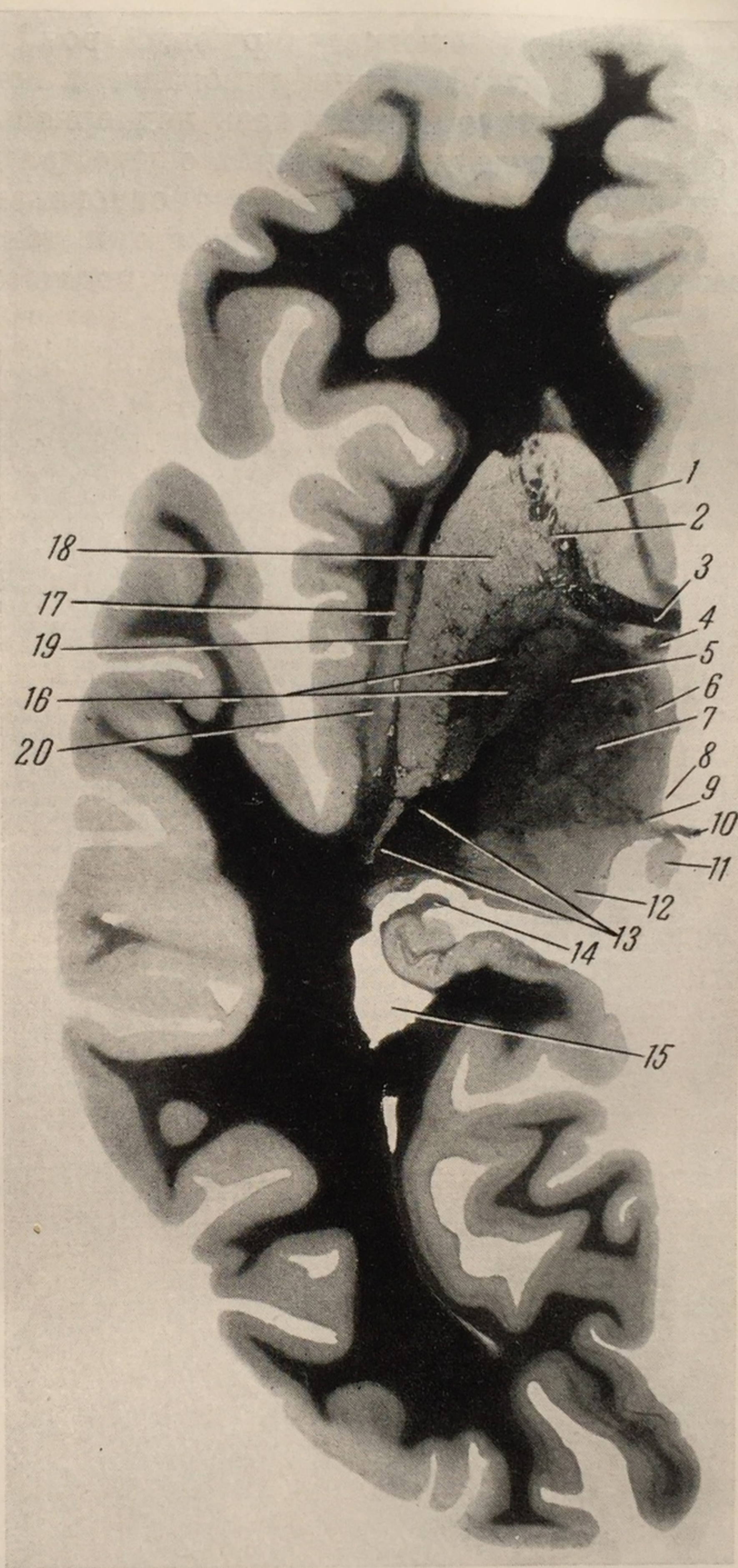


Рис. 18. Горизонтальный разрез полушария большого мозга через подкорковые узлы (из атласа Института мозга).

1 — nucleus caudatus; 2 — capsula interna, pars posterior; 3 — commissura anterior; 4 — columna fornicis; 5 — capsula interna; 6 — nucleus internus; 7 — nucleus externus thalami optici; 8 — ventriculus III; 9 — nucleus habenulae; 10 — commissura habenulae; 11 — glandula pinealis; 12 — pulvinar; 13 — capsula interna pars retro-lenticularis; 14 — fimbria; 15 — cornu posterior ventriculi lateralis; 16 — globus pallidus; 17 — claustrum; 18 — putamen; 19 — capsula externa; 20 — capsula extrema.



ются, а подчиняются регулирующей роли коры, участвуя в механизмах, статистической фиксации туловища и конечностей, в миостатике.

Существует тесная связь подкорковых узлов с вегетативной системой, что определяет их роль в осуществлении выразительных и мимических реакций и их участие в эмоциональной, эффeктивной жизни.

В процессе видового развития также происходит прогрессивное развитие не только коры больших полушарий, но и подкорковых образо-

ваний. Если у низших позвоночных подкорковые образования имели в основном отношение к обонятельным функциям, то у высших позвоночных они приобретают главным образом значение механизмов, коррелирующих сложные функции, связанные с корой и нижележащими отделами нервной системы. Особенно важное значение приобретают ретикулярная формация и ее взаимосвязи со всеми образованиями коры и подкорки.

Афферентные и эфферентные волокна коры, направляющиеся к коре или выходящие из нее, проходят через белое вещество, известное под названием овального центра (*centrum semiovale*), образуют лучистый венец (*corona radiata*); затем эфферентные волокна входят во внутреннюю сумку, а афферентные волокна выходят из нее.

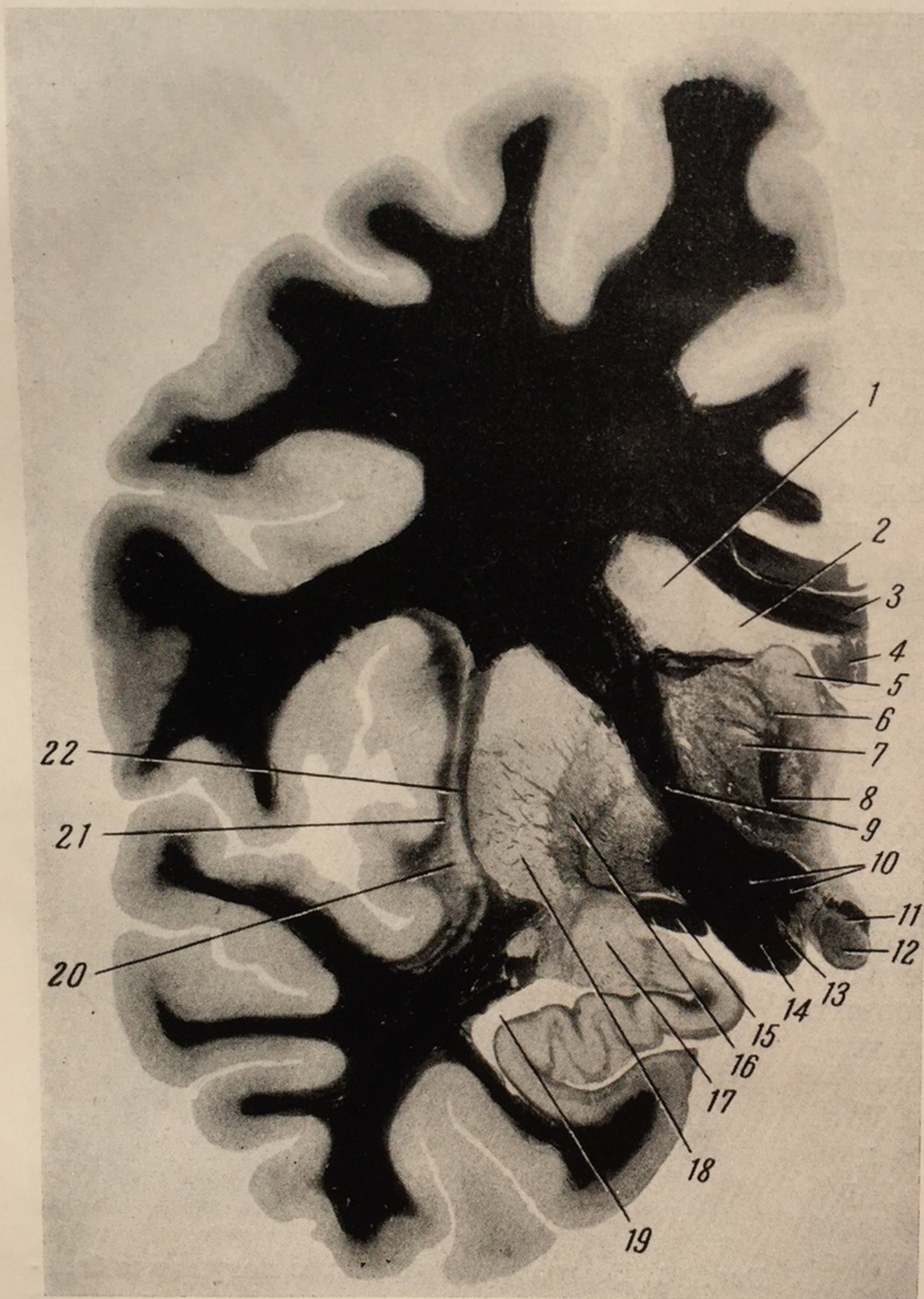


Рис. 19. Фронтальный разрез полушария большого мозга на уровне подкорковых узлов (из атласа Института мозга).

1 — caput nuclei caudati; 2 — cornu anterior ventriculi lateralis; 3 — corpus callosum; 4 — fornix; 5 — nucleus anterior thalami optici; 6 — lamina medullaris anterior thalami; 7 — nuclei externus et internus thalami; 8 — capsula interna pars posterior; 9 — fasciculus Vieq d'Azyr; 10 — fasciculi H¹ et H² Foreli; 11 — columna fornicis; 12 — corpus mammillare; 13 — substantia nigra; 14 — pes pedunculi cerebri; 15 — tractus opticus; 16 — globus pallidus; 17 — nucleus amygdalae; 18 — putamen; 19 — cornu posterior ventriculi lateralis; 20 — claustrum; 21 — capsula extrema; 22 — capsula externa.



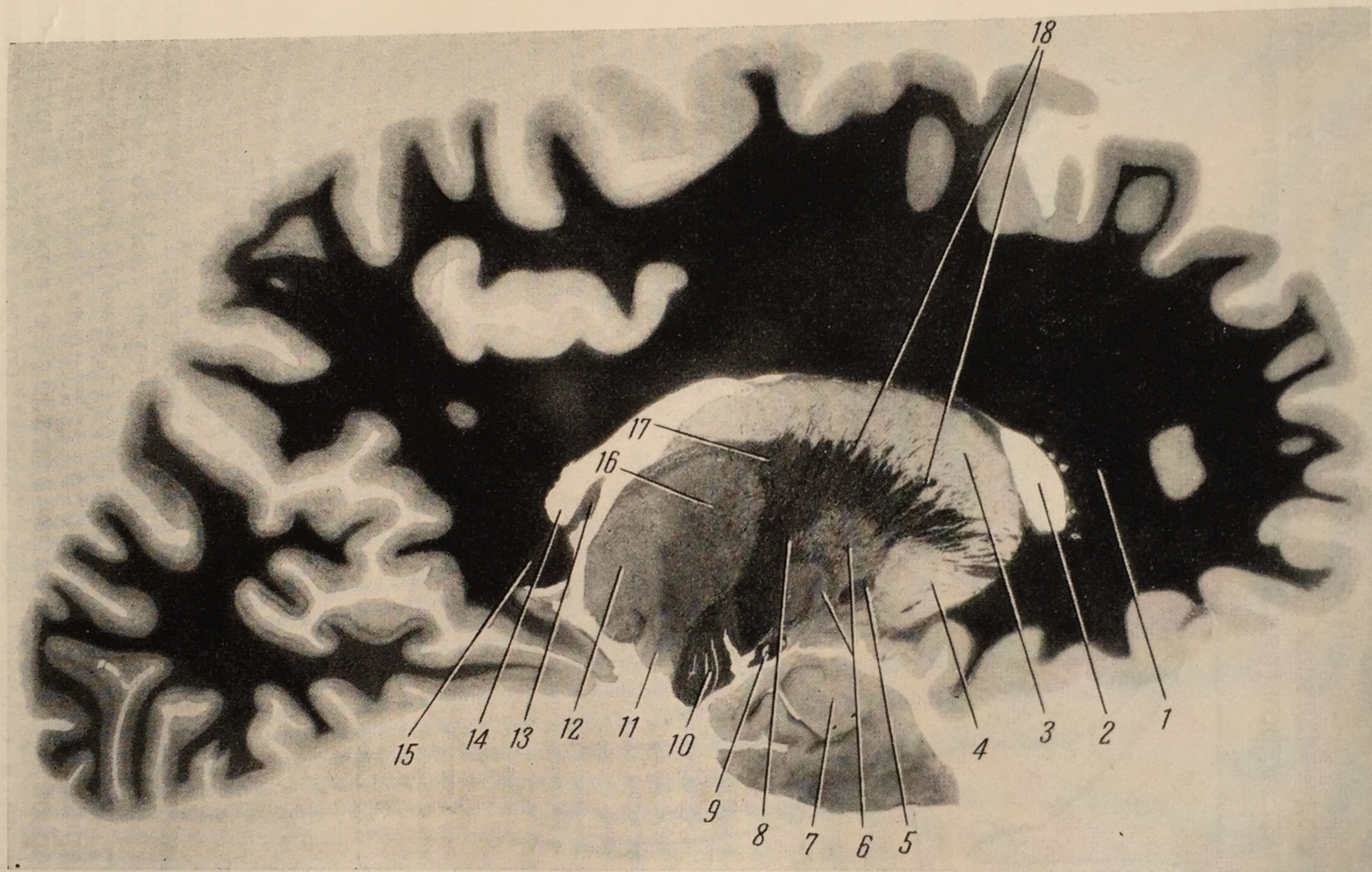


Рис. 20. Сагиттальный разрез полушария большого мозга на уровне подкорковых ядер (из атласа Института мозга).

1 — corpus callosum; 2 — cornu anterior ventriculi lateralis; 3 — nucleus caudatus; 4 — nucleus lenticularis; 5 — commissura anterior; 6 — globus pallidus; 7 — nucleus amygdalae; 8 — capsula interna pars posterior; 9 — tractus opticus; 10 — pes pedunculi cerebri; 11 — corpus geniculata medialis; 12 — pulvinar; 13 — fornix; 14 — cornu posterior ventriculi lateralis; 15 — splenium corporis callosi; 16 — nucleus externus thalami optici; 17 — genu capsulae internaе; 18 — corona radiata.



Внутренняя сумка (*capsula interna*) включает в себя 5 частей: переднее бедро (*pars anterior*), располагающееся между хвостатым и чечевичным ядром, колено (*genu capsulae internae*), находящееся между теми же образованиями и зрительным бугром, заднее бедро (*pars posterior*), расположенное между зрительным бугром и чечевичным телом, зачечевичная часть (*pars retrolenticularis*), находящаяся за чечевичным ядром, и подчечевичная часть (*pars sublenticularis*), расположенная под чечевичным ядром (рис. 21). Через заднее бедро внутренней сумки



Рис. 21. Схематическое строение подкорковых ядер зрительного бугра.

1 — nucleus caudatus; 2 — claustrum; 3 — putamen; 4 — globus pallidus; 5 — zona reticularis; 6 — amygdala; 7—12 — nuclei thalami optici; 7 — nucleus ventralis; 8 — nucleus reuniens; 9 — centrum medianum Luysi; 10 — nucleus medialis; 11 — nucleus lateralis; 12 — nucleus anterior; 13 — capsula interna; 14 — corpus callosum.

проходят длинные проекционные волокна — пирамидный или кортикоспинальный путь (*s. tractus corticospinalis*). Через колено внутренней сумки проходит кортико-бульбарный путь (*s. tractus cortico-bulbaris*). Кортико-бульбарный путь заканчивается в двигательных ядрах черепно-мозговых нервов, расположенных вдоль всего ствола. Пирамидный путь направляется в спинной мозг. Через переднее бедро внутренней сумки из коры лобной, теменной и затылочной областей идут волокна к клеткам варолиева моста, образуя кортико-мостовой путь (*tractus cortico-pontinus*).

Из афферентных проекционных волокон надо отметить волокна, несущие проприо- и экстероцептивную чувствительность и напра-



вляющиеся в кору больших полушарий. К афферентным проекционным волокнам относятся также зрительные, слуховые, вкусовые и обонятельные пути. Методом дегенерации волокон было показано (мозг обезьяны) наличие эфферентных волокон от *gyrus cinguli* к ретроспленаль-

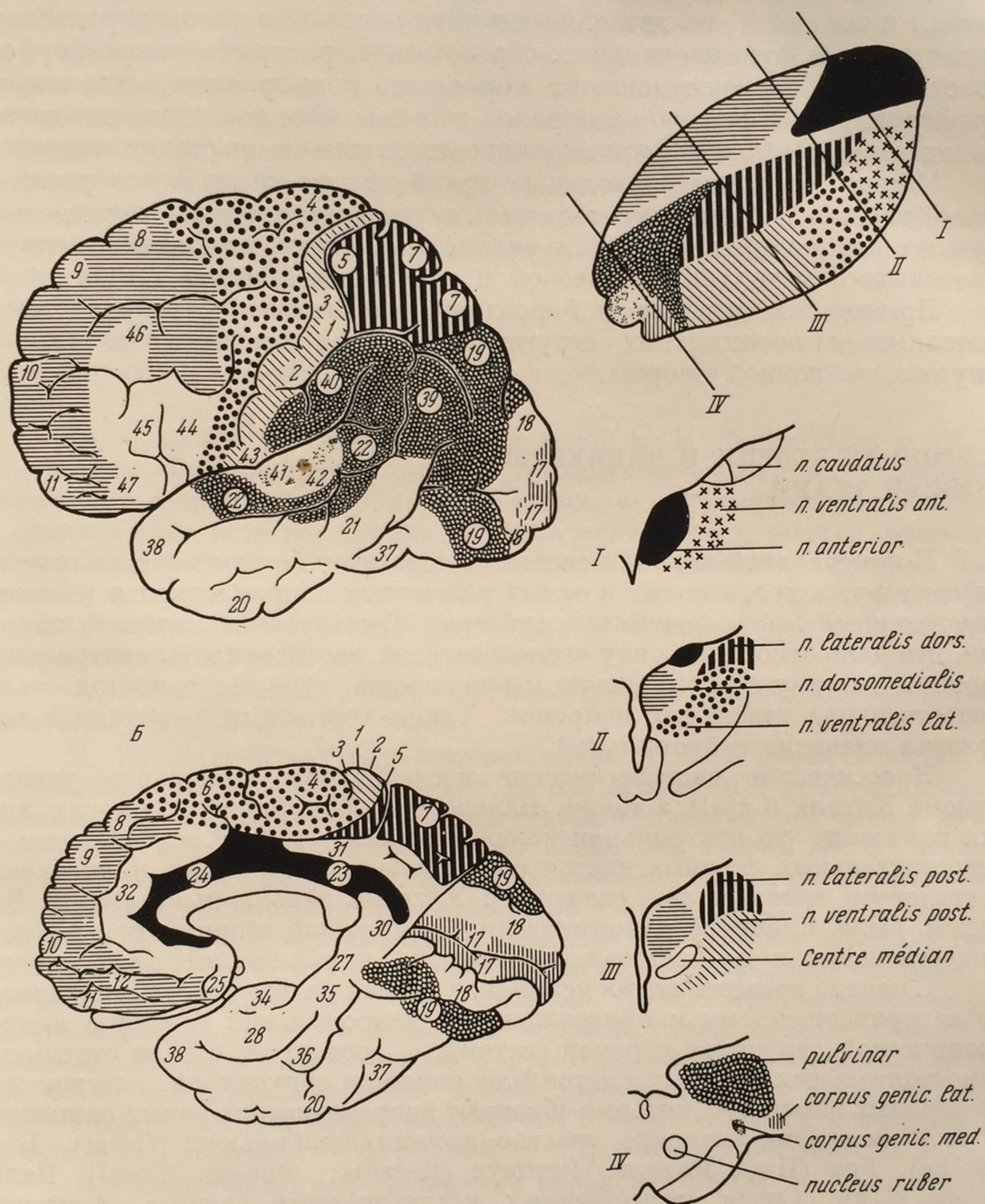


Рис. 22. Взаимоотношение структур зрительного бугра и коры больших полушарий мозга (по Miller).

ным полям коры (рис. 22). По-видимому, эти поля в свою очередь посылают афферентные волокна в *gyrus hippocampi*, из которых в основном образуется система свода. Небольшая часть волокон свода происходит непосредственно из лимбической коры, таким образом, эти волокна связы-



ваются с сосковидным телом. Шпрагве и Майер (Sprague и Meyer, 1950) показали, что у кролика свод в основном оканчивается в базальной и интермедиальной частях медиальных ядер сосковидного тела.

Изучение проводящих путей и в настоящее время является актуальной задачей. Необходимо не только описывать отдельные нервные образования и их связи, но детально изучить системы и связи определенных структурных и функциональных образований, раскрыть микро-морфофизиологические взаимоотношения корковых, подкорковых, стволовых и периферических образований нервной системы. Эти исследования должны проводиться в аспекте функциональных систем и их взаимосвязей.

Методы изучения проводящих путей, в том числе метод расщипывания волокон, экспериментальные и гистологические исследования нервных волокон (по Марки) и аксона (по Наута), должны сочетаться с новейшими методами оптической и электронной микроскопии.

Прежде чем перейти к бороздам, извилинам и строению тонких клеточных и волокнистых структур мозга, остановимся вкратце на вопросах нейронной теории.

### НЕЙРОННАЯ ТЕОРИЯ И ЭЛЕМЕНТЫ НЕРВНОЙ ТКАНИ

В центральной нервной системе существует бесконечное количество рефлекторных дуг, идущих в самых различных направлениях и имеющих определенный морфологический субстрат. Они переплетаются между собой, что дало основание ряду исследователей рассматривать центральную нервную систему как сплошную нервную сеть, отрицая самостоятельное существование отдельных нейронов. Такая концепция получила в неврологии название нейропильной.

Классические гистологические исследования испанского ученого Рамона Кахаля (Cajal), а также Вальдейера (Waldeyer) и многих других показали, что центральная нервная система состоит из нейронов — самостоятельных нервных клеток с отростками-дендритами и аксонами, посредством которых они связаны с другими нервными клетками. Эти факты были причиной возникновения нейронной теории, признающей существование и функциональное значение отдельных нервных клеток.

С начала возникновения нейронной теории развернулись споры между ее приверженцами и приверженцами нейропильной теории о микроскопической структуре нервной системы — состоит ли она из отдельных самостоятельных нервных клеток или является структурой, построенной из нервных элементов, которые образуют непрерывный нервный синцитий. В этой дискуссии активное участие принимали Гольджи (Golgi), Бэте (Bethe), Гис (His), Кахаль, Ретциус (Retzius), Форель (Forel), Вальдейер и др. Среди отечественных исследователей следует упомянуть А. С. Догеля, Б. И. Лаврентьева, Н. Г. Колосова и др.

В принятии нейронной теории мы в значительной степени обязаны работам Кахаля, показавшим, что нейрон с его отростками является клеточной единицей нервной системы.

Еще в 80-е годы прошлого века ученые указывали на индивидуальность нервной клетки в эмбриологических процессах. Однако не было еще убедительных данных, иллюстрирующих принципы того поло-



жения, что аксоны заканчиваются на теле или на дендритах другой клетки, не было возможности показать клетку с ее системой отростков. Именно Кахаль был первый, кто использовал замечательный метод импрегнации серебром — метод итальянского гистолога Гольджи (1873) и показал индивидуальную нервную клетку с ее отростками. Примечательно здесь напомнить, что Гольджи разделил с Кахалем Нобелевскую премию в 1906 г. именно потому, что в руках Кахаля его метод сыграл решающую роль в создании в те годы учения о нейронах. При этом следует сказать, что и тогда Гольджи не отказался от своего представления о непрерывности или сетчатости нервной ткани и считал себя противником Кахаля по вопросу нейронной теории.

Споры между сторонниками нейронной теории и сторонниками учения о сплошной, непрерывной организации нервной системы имеют место и в настоящее время.

Сейчас большинство авторов и в первую очередь советские неврологи признают нейронную теорию и выступают против попыток восстановления представлений о существовании сплошной нервной сети.

Выдающийся советский неврогистолог Б. И. Лаврентьев в 1937 г. следующим образом сформулировал диалектическое понимание основных положений теории строения нервной ткани: «...нервная ткань расчленена и едина в одно и то же время. Синаптические связи между нейронами обеспечивают ту относительную автономность нейронов, которая свойственна любой клетке организма. Но эти же связи объединяют нейроны в новую качественную категорию и обеспечивают нервной ткани направленность процессов возбуждения.

«...Таким образом, наиболее характерным качеством нервной ткани является организация ее связей»<sup>1</sup>.

Б. И. Лаврентьев справедливо назвал спор о существовании или отрицании перехода нейрофибрилл из одной клетки в другую схоластическим и бесперспективным. Существование анастомозов между нейронами было описано представителями нейронной теории (И. Ф. Иванов, Н. Г. Колосов, Г. Забусов и др.), считавшими, что существование этих анастомозов не противоречит нейронной теории. В 1955 г. Т. А. Григорьева, Л. О. Смирнов высказали «особую концепцию» строения нервной системы. Они не отрицали нейронного строения нервной системы, но, по их мнению, нейронная теория устарела. С точки зрения этих авторов, анатомо-физиологической единицей нервной ткани следует считать не нейрон, а простую рефлекторную дугу. Представители нейронной теории не могли согласиться с такой точкой зрения, так как в рефлекторном акте каждый нейрон может включаться в очень большое и каждый раз меняющееся количество сочетаний с другими нейронами.

Прерывистость пути проведения нервного импульса — характерная черта любого отдела нервной системы. Она обуславливает специфическую «окрашиваемость» нервных импульсов и детерминированность ответной реакции на раздражитель; единство нервной системы определяется ее расчлененностью, что является основой сущности нейронной теории.

<sup>1</sup> Б. И. Лаврентьев. Некоторые вопросы теории строения нервной ткани. Архив биологических наук. Т. 48. В. 1—2. М. — Л., 1937, стр. 194—213.



Новые данные, полученные методом серебряной импрегнации электронной микроскопии, исключают наличие какой-либо непрерывности нервных клеток. Нейрон есть структурная и функциональная единица, но вместе с тем нейрон состоит из отдельных частей с различными структурными и функциональными особенностями и интимными механизмами не только в отношении обмена веществ, но также в отношении возникновения импульсов, процессов возбуждения и торможения.

Таким образом, нейронная теория является наиболее научной, объясняющей морфофизиологическую структуру вещества мозга.

В настоящее время развитие нейронной теории идет в установлении характера нейронных структур, особенностей и многообразия строения нейрона и его дендритно-аксональной системы. В этом отношении имеются некоторые достижения: установлено известное усложнение нейрона на различных уровнях центральной нервной системы и у различных представителей в филогенезе. Установлено также, что чем выше животное в эволюционном развитии, тем сложнее взаимоотношения и взаимосвязи организма с окружающей средой, тем многообразнее и сложнее структура нейрона, его разветвлений и межнейрональных связей.

### Нервные клетки

Мы живем в то время, когда коренным образом меняется представление о структуре нервной клетки.

Новые методы микроскопической техники (электронная микроскопия) позволили обнаружить в нервных клетках большое количество органоидов и включений (рис. 23). Наблюдения над живыми нервными

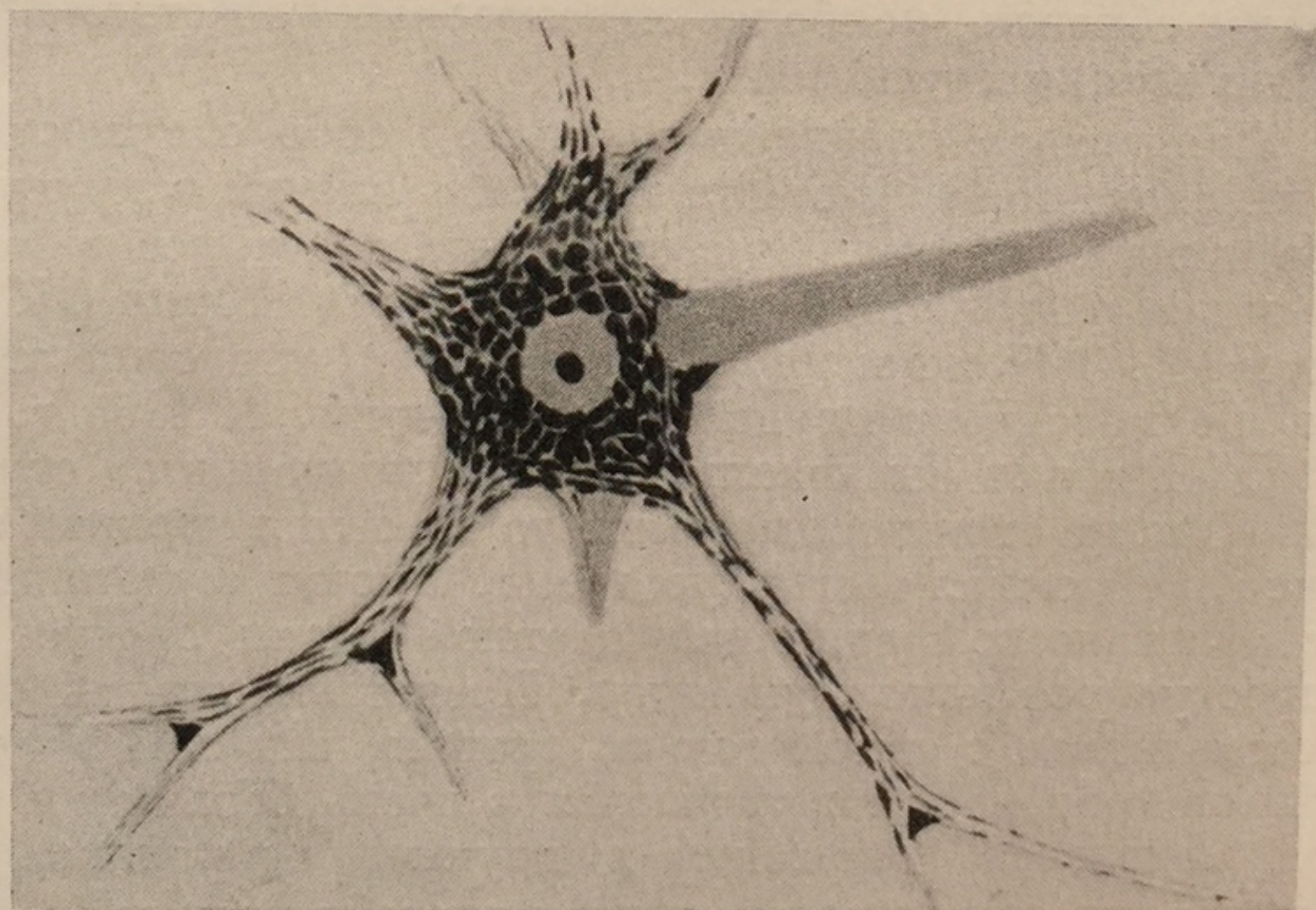


Рис. 23. Нисселевская зернистость в двигательной клетке спинного мозга человека.

клетками (культуры тканей) заставили сомневаться в отношении существования многих их структур, обнаруживаемых методом фиксации и окраски, а потому и теории строения протоплазмы.

М. Граменицкий (1934) предложил простой способ исследования. Ему удалось увидеть под микроскопом, что в протоплазме нервных кле-



ток (сердце амфибии) при окрашивании появляются окрашенные гранулы. Препарат Граменицкого был использован для изучения физического состояния протоплазмы.

В то же время обобщение новых исследований дает возможность высказать предположение о строении живой нервной клетки как своеобразной комбинации коллоидных растворов.

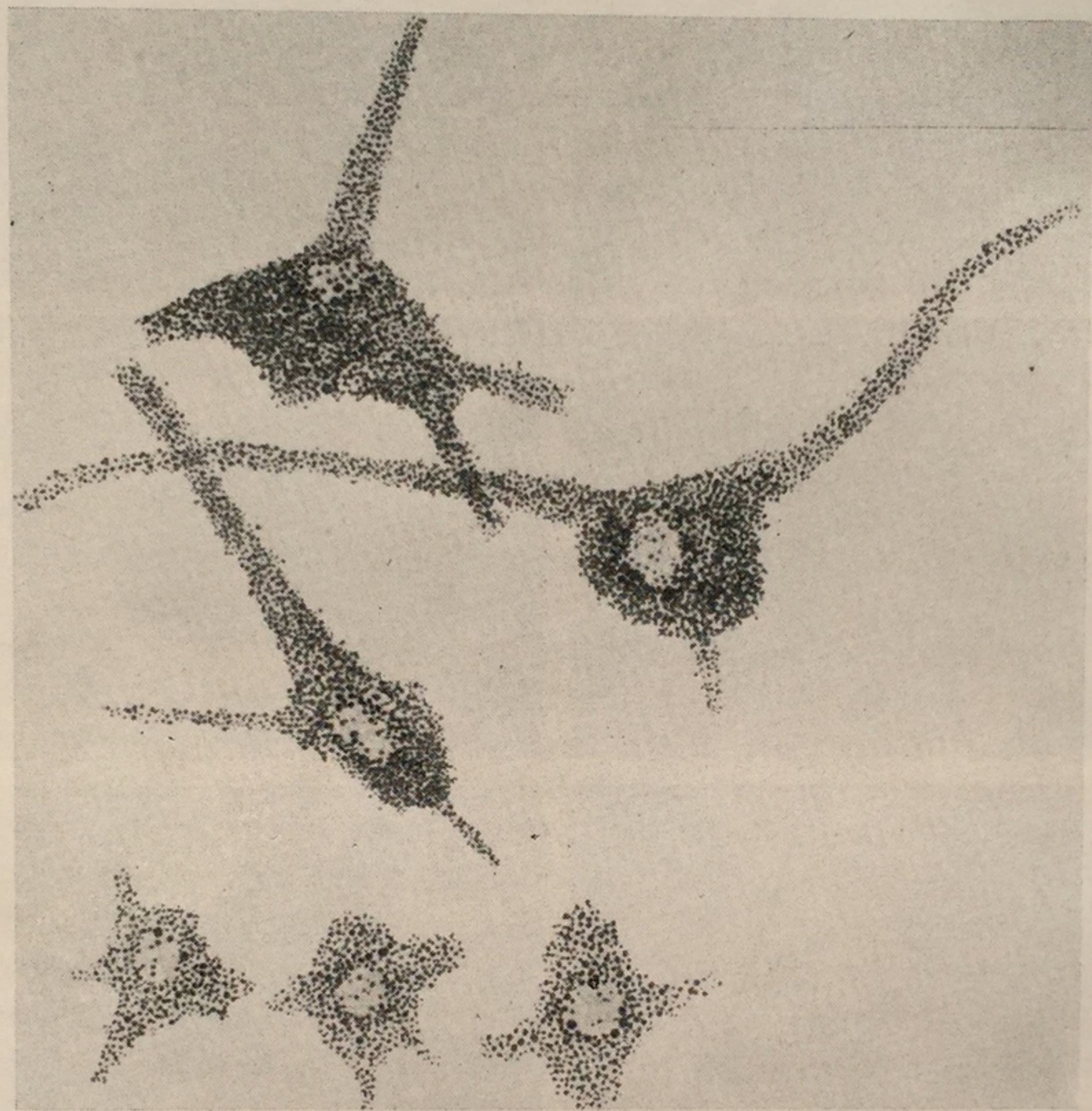


Рис. 24. Различная форма клеток в центральной нервной системе. Наличие в протоплазме фермента оксидазы.

В частности, при помощи гистохимических методик установлена живая природа ядрышка и его активное участие в жизнедеятельности клетки.

Так, Касперсон (Casperson, 1950) и Хиден (Hyden, 1943, 1947) показали, что вещество ядрышка через мембрану ядра может переходить в цитоплазму клетки. Важным аргументом высокой активности деятельности ядрышка является наличие в нем рибонуклеиновой кислоты, которая участвует в образовании тимонуклеиновой кислоты (Г. И. Роскин, И. Б. Левинсон, 1942). По-прежнему не ясна природа нейрофибрилл. Одни исследователи поддерживают взгляды, высказанные Апати (Apathy) и Бэте, согласно которым нейрофибриллы не переходят друг в друга, а только в некоторых случаях прилегают и являются единственными проводниками возбуждения по нервной ткани. Кахаль, Капперс (Kappers) и др. считают, что нейрофибриллы образуют параллельные ряды, между которыми имеются анастомозы, что выявляется в виде решетки. Эти авторы отрицали значение нейрофибрилл как единственных проводников распространения возбуждения.



Русским автором Н. К. Кольцовым выдвинута третья точка зрения, согласно которой нейрофибриллы являются скелетным аппаратом нейрона.

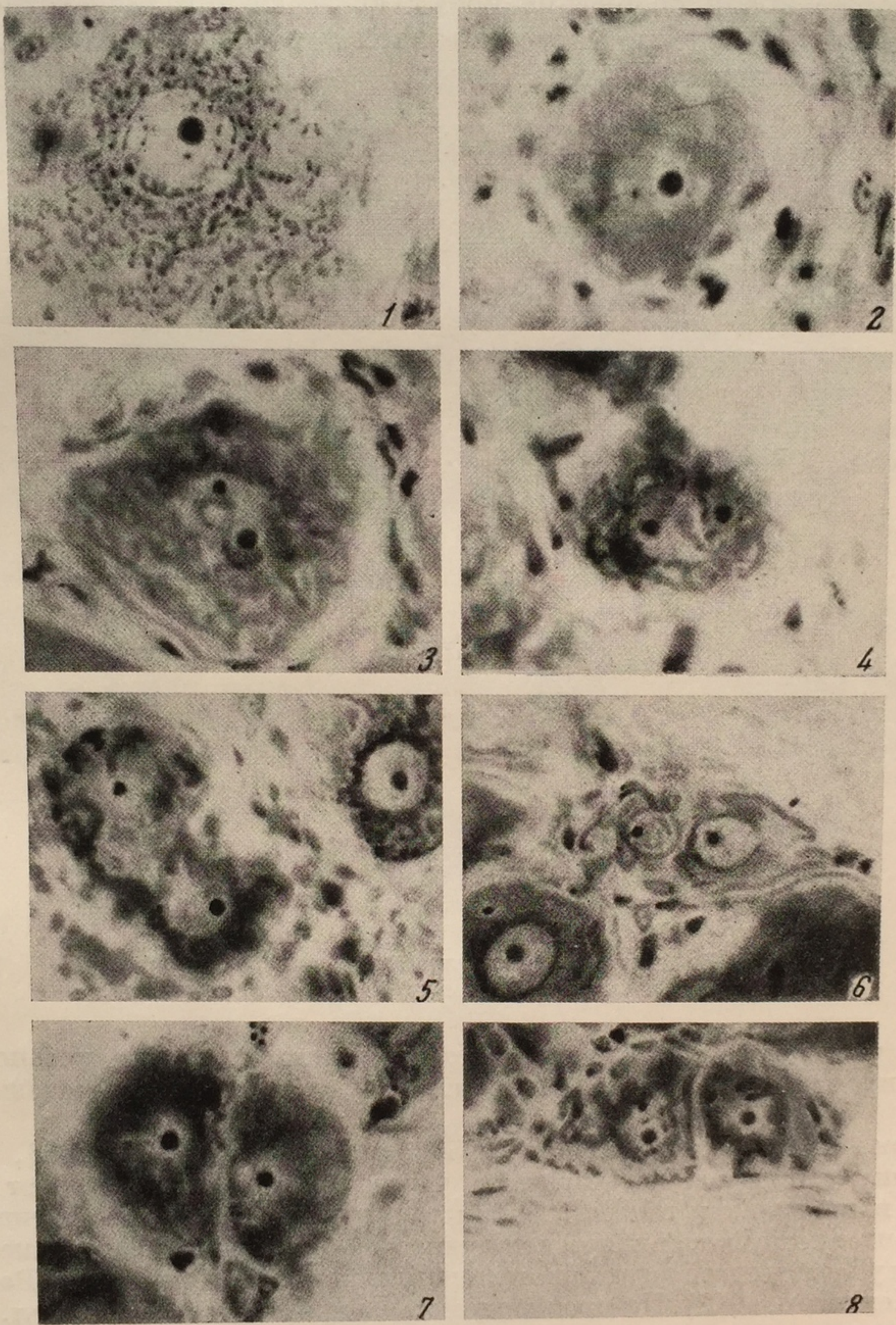


Рис. 25. Межпозвоночные узлы собаки.

1—3 — первая (двухдырчатая) стадия деления; 4—5 — вторая (двухдырчатая); 6—8 — третья (двухклеточная) — отделение одной молодой клетки от другой. Об. 90, ок. 5.

Трудность определения справедливости той или иной точки зрения обуславливается отсутствием неопровержимых доказательств существования нейрофибрилл.



Б. В. Кедровским (1945) были получены данные в пользу существования нейрофибрилл у низших животных (пиявок). Б. И. Лаврентьев в интракардиальных узлах лягушки также установил наличие нейрофибрилл. Электронномикроскопические исследования показали предсуществование нейрофибрилл на субмолекулярном уровне [де Робертис (de Robertis, 1956)].

Отечественные исследователи (А. А. Заварзин, Д. Н. Насонов, Б. В. Кедровский, А. В. Румянцев и др.) показали, что ретикулярный аппарат Гольджи в нервной клетке представляет собой замкнутую сеть, состоящую из липоидов и протеинов. Аппарат Гольджи, по-видимому, имеет отношение к продукции белковой основы химических медиаторов.

Субстанция Ниссля (тигроид) является специфическим органоидом нервных клеток (Э. Н. Попова, 1959; А. М. Иваницкий, 1959) (см. рис. 23).

Б. И. Лаврентьеву и А. Вишневному удалось наблюдать у амфибий и млекопитающих прижизненное возникновение зернистости Ниссля. Гистохимические исследования показали, что тигроид является нуклеопротеидом и в его состав входит рибонуклеиновая кислота. В теле субстанций Ниссля протекают процессы новообразования цитоплазмы. Электронномикроскопические исследования тигроида показали, что он состоит из каналов (плоских щелей, цистерий), образованных двойными мембранами, выстланными мелкими гранулами.

Поверхность тела клетки составляет только 10% всей ее поверхности, включая и всю дендритную систему. Аксон клетки оканчивается колбочкообразной формой, внутри которой обнаруживаются гранулы — тончайшие органы, содержащие специальную субстанцию. При раздражении аксона эти специфические субстанции выходят из гранул и достигают мембраны рецепторов, будь то перикарион, дендрит или эффекторный орган.

Клеточная мембрана в настоящее время еще недостаточно изучена с точки зрения химизма. Мембрана представляет собой тончайшую, но сложную пластинку между двумя различными ионными средами — внутриклеточной и внеклеточной. При этом вне клетки обнаруживают значительно больше натрия, чем внутри клетки, а внутри клетки — больше калия, чем натрия. Такое соотношение создает состояние покоя клетки. При процессе возбуждения или торможения функция мембраны изменяется, в зависимости от чего изменяются и соотношения содержания натрия и калия. Возникающая в результате этого поляризация обуславливает электрический потенциал, который обозначается как потенциал покоя, или ток покоя. При прохождении возбуждения происходит следующее: потенциал покоя переходит в потенциал действия, или в ток действия. Таким образом, ток действия является объективным физиологическим критерием наличия в синапсе и прохождения через мембрану возбуждения или торможения. Эти процессы протекают при наличии изменения проводимости мембраны и продвижении ионов: натрий притекает в клетку, а калий выходит из нее. Это состояние обозначается как процесс деполяризации.

При процессе торможения функции клетки ионный сдвиг носит различный характер: происходит преимущественно выход ионов калия из клеток. Это состояние называется гиперполяризацией.

При исчезновении процесса возбуждения или торможения система приходит вновь в состояние покоя. В это время происходит выведение ионов в противоположном направлении — реполяризация.



Многочисленные исследования в этом направлении показали, что механизмы развиваются по типу действия «натриевого насоса», вследствие чего полная асимметрия и потенциал покоя возникают вновь. Процесс деполяризации нуждается в энергии и «натриевый насос» черпает эту энергию от так называемых богатых энергией фосфатов, особенно от креатинин-фосфата и аденозин-трифосфата. Эти источники энергии имеются во всех клетках. В свою очередь деятельность этих богатых энергией фосфатов связана с общим тканевым дыханием. Окислительный распад при тканевом дыхании и процесс деятельности богатых энергией фосфатов являются взаимосвязанными. В биохимии он обозначается как окислительное фосфорилирование (см. рис. 24).

Гистохимические исследования нервной клетки констатировали, что основным энергетическим источником для нервных клеток являются углеводы. По характеру углеводного обмена А. Л. Шабдаш выделяет две группы нейронов: одни утилизируют глюкозу крови, могут накапливать и запасы гликогена (корешковые мотонейроны, афферентные спинальные клетки, клетки Гассера и др.), а в случае надобности они могут мобилизовать эти запасы; нейроны другой группы не накапливают гликоген и зависят от бесперебойного снабжения их кровью.

Установлено, что такие аминокислоты, как аргинин, тирозин, триптофан и гистидин, содержатся в цитоплазме нервной клетки. Из ферментов в нервной клетке обнаружены щелочная фосфатаза и холинэстераза.

На современном этапе развития неврологии выявилась необходимость изучения нейронов и межнейрональных связей в тесном контакте с сосудистыми системами и окружающими тканевыми элементами для полноты комплексного представления о структурных образованиях центральной нервной системы (Б. А. Долго-Сабуров и сотрудники).

Необходимо также продолжать изучение нейронов в филогенетическом и онтогенетическом аспектах. Установлено известное усложнение нейрона на различных уровнях центральной нервной системы и у различных представителей в филогенезе. Чем выше животное в эволюционном развитии, тем сложнее взаимоотношение и взаимосвязи организма с окружающей средой, тем многообразнее и сложнее структура нейрона, его разветвлений и межнейрональных связей.

### Деление нейронов

Начиная с середины прошлого века ряд авторов допускали возможность размножения нервных клеток. Келликер (Kölliker, 1865), Л. Попов (1875), Ф. И. Ломинский (1882), П. И. Перемежко (1887), М. Д. Лавдовский (1887), И. В. Георгиевский (1905), Адгур (Adguhr) и др. считали, что нервные клетки должны обладать способностью делиться: наблюдавшаяся двухъядерность отдельных нервных клеток, по их мнению, указывает на возможность их деления. П. В. Макаров и др. отрицали эту возможность.

Особенно часто многоядерность обнаруживалась в клетке вегетативной нервной системы, что отмечали А. С. Догель, С. Е. Михайлов и др., а в настоящее время — И. Ф. Иванов, Кирше (Kirsche), Г. А. Коблов и др. Несмотря на эти исследования, в настоящее время среди неврологов господствует мнение, что невробласты в постэмбрио-



нальный период, превращаясь в нервные клетки, теряют способность деления и размножения. Этим свойством, по их мнению, нервная клетка отличается от клеток других тканей организма. Однако такая точка зрения все больше и больше берется многими исследователями под сомнение.

Так, В. В. Троицкий и М. В. Руденская (1950) наблюдали в симпатических узлах собаки при экспериментальном шоке двухъядерные, а также и попарно сближенные ганглиозные клетки, что, по их мнению, «как будто указывает на возможность деления и самих клеток», а поэтому «старое мнение об утрате ганглиозными клетками способности к делению подлежит серьезной проверке». А. З. Кацнельсон (1951), изучая нервные клетки спинальных ганглиев тритона, наблюдал явления «перетяжки ядра в форме песочных часов». Это дало ему возможность «считать целесообразным переисследование вопроса о способности нервных клеток к делению во всех классах животных» (см. рис. 25).

Однако Рэнд и Курвиль (Rand и Courville, 1947) справедливо отметили, что для доказательства факта деления нервных клеток недостаточно наличия двухъядерности и близости нервных клеток друг к другу: необходимо показать переходные стадии деления нервных клеток.

Следовательно, доказательством возможного при определенных условиях деления нервных клеток является показ всего хода процесса деления от начала до конца, показ отдельных переходных стадий процесса деления (рис. 26, 27).

За последние десятилетия были опубликованы исследования, авторы которых склонны признавать возможность деления клеток спинного мозга и также коры больших полушарий. Среди этих работ заслуживают внимания многолетние наблюдения И. И. Рампана<sup>1</sup>, который останавливается на различных этапах деления нервной клетки.

Однако взгляды И. И. Рампана нельзя считать доказанными ввиду отсутствия данных о переходных стадиях деления одной и той же нервной клетки. Для утверждения такого положения следует представить данные, демонстрирующие процесс деления одной и той же клетки в разные периоды деления. Приводимые им микрофотографии различных стадий деления нервных клеток сделаны с разных нейронов и поэтому не являются аргументом в пользу существования деления нервных клеток коры во взрослом состоянии (рис. 26, 27).

А. И. Струков, В. Г. Елисеев, М. М. Александровская высказывают предположение об обусловленности деления клеток различными процессами организма. Они не исключают возможности, что деление нервных клеток есть проявление компенсаторной функции организма.

Разрешение вопроса о возможности или отрицании деления нервных клеток требует дальнейших исследований. С несомненностью установлено, что в эмбриональный период наблюдается деление невробластов во всех отделах центральной нервной системы, включая и кору больших полушарий.

Значительные трудности представляют доказательства наличия деления нервных клеток в высших отделах центральной нервной системы, в коре больших полушарий у животных и у человека в постэмбриональный период развития.

<sup>1</sup> И. И. Р а м п а н. О делении нервных клеток. В кн.: Проблемы морфологии нервной системы. Под ред. Б. А. Долго-Сабунова. Медгиз, Л., 1956.



## Нервные волокна

Нервные волокна образуются как аксонами, так и дендритами. Различают миелиновые и безмякотные волокна. Миелиновая оболочка возникает за счет элементов шванновских клеток. Особенности строения оболочек безмякотных волокон заключаются в том, что, во-первых, шванновские элементы представляют собой трубочки, которые образуют

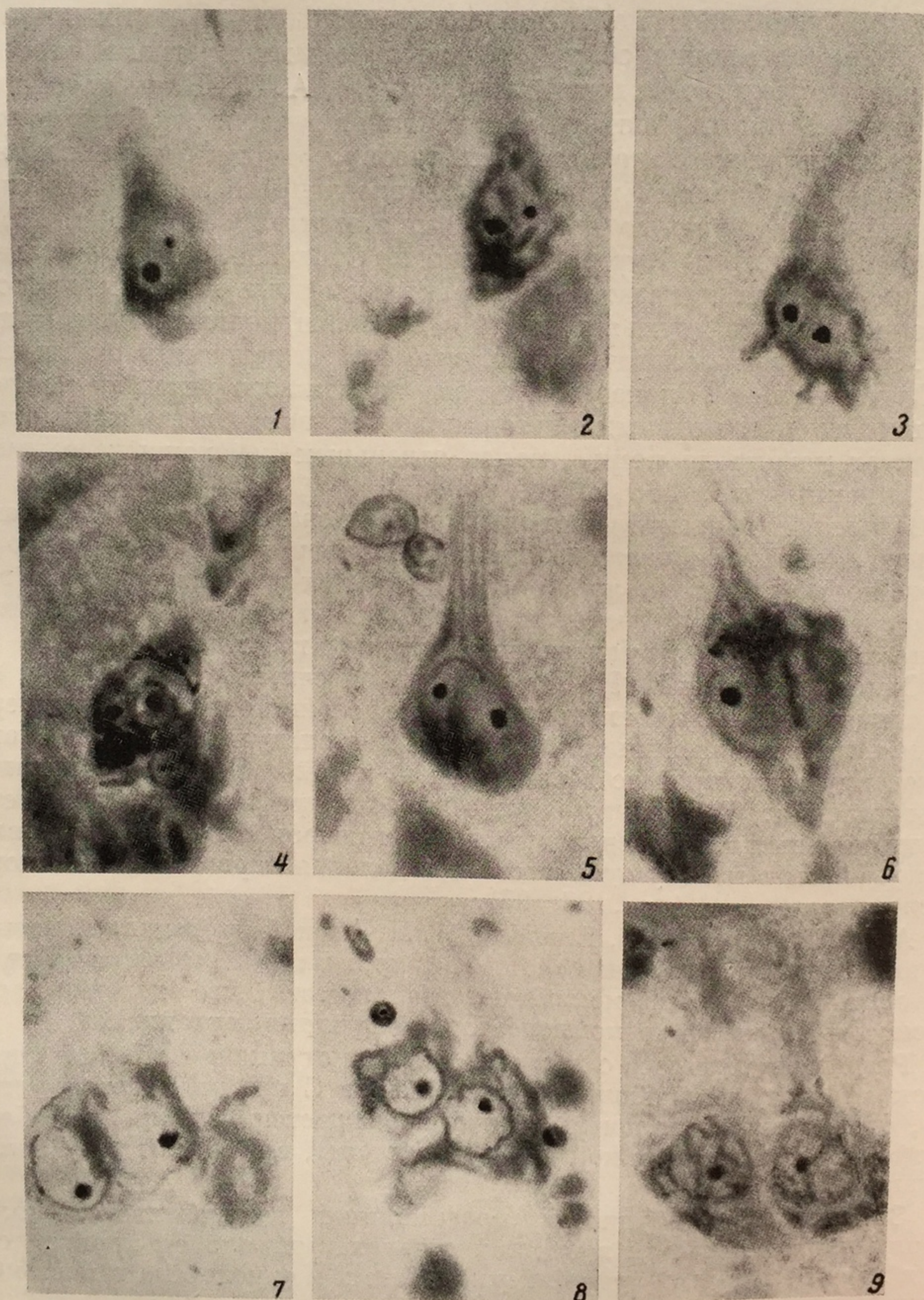


Рис. 26. Кора больших полушарий головного мозга человека (пирамидные клетки).

1—3 — первая (двухъядрышковая) стадия деления; 4—5 — вторая (двухъядерная); 6—9 — третья (двуклеточная) — отделение одной молодой клетки от другой. Об. 90, ок. 5.



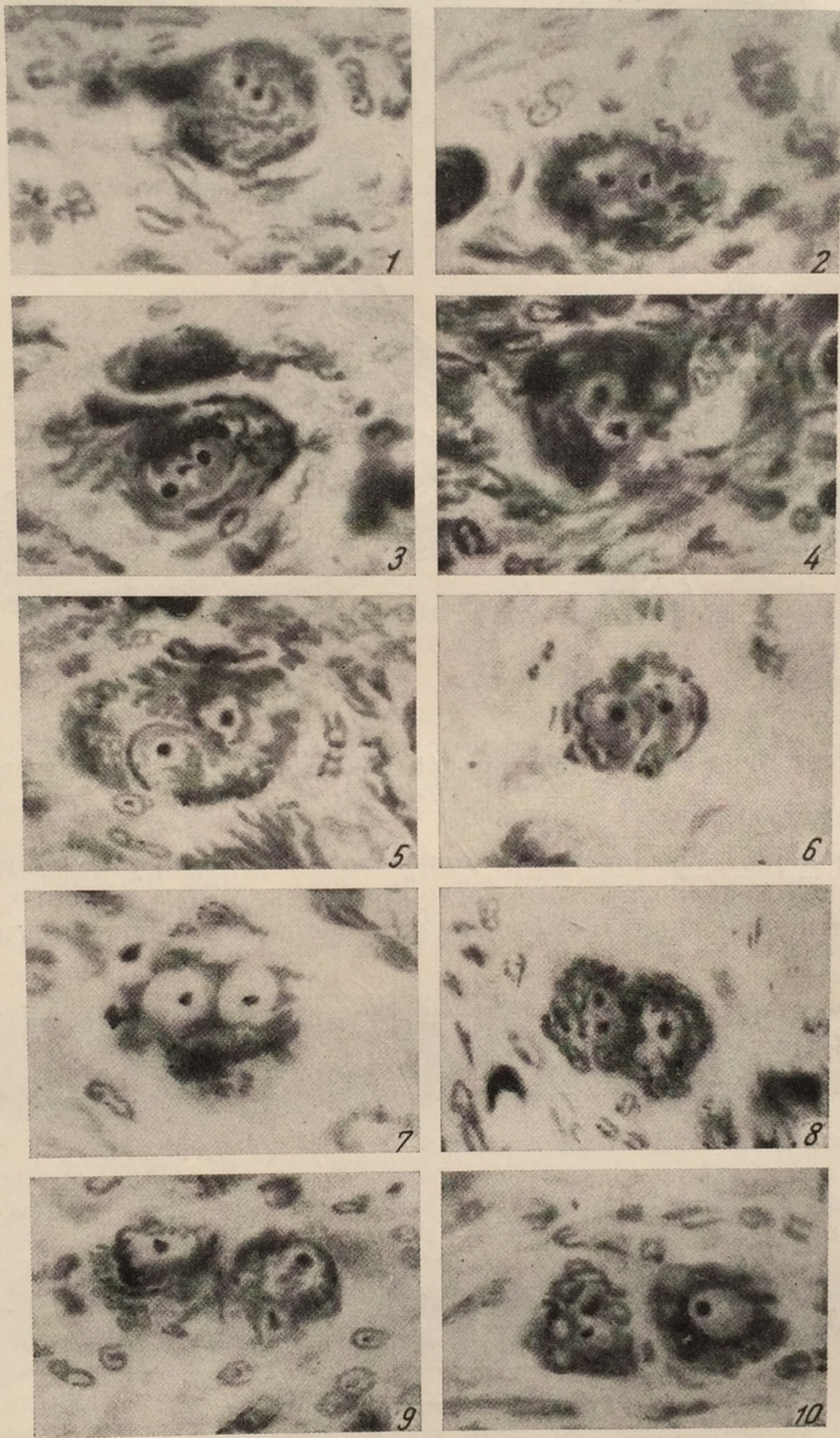


Рис. 27. Солнечное сплетение человека.

1—4 — первая (двухъядрышковая) стадия деления; 5—7 — вторая (двухъядерная); 8—10 — третья (двуклеточная) — отделение одной молодой клетки от другой. Об. 90, ок. 5.



анастомозы друг с другом, выделяясь в виде сетевидной структуры, во-вторых, осевые цилиндры переходят, не раскрываясь, из одного шванновского тяжа в другой, соединяясь друг с другом, в-третьих, между осевым цилиндром и шванновской оболочкой имеется плазматическая мембрана (рис. 28).

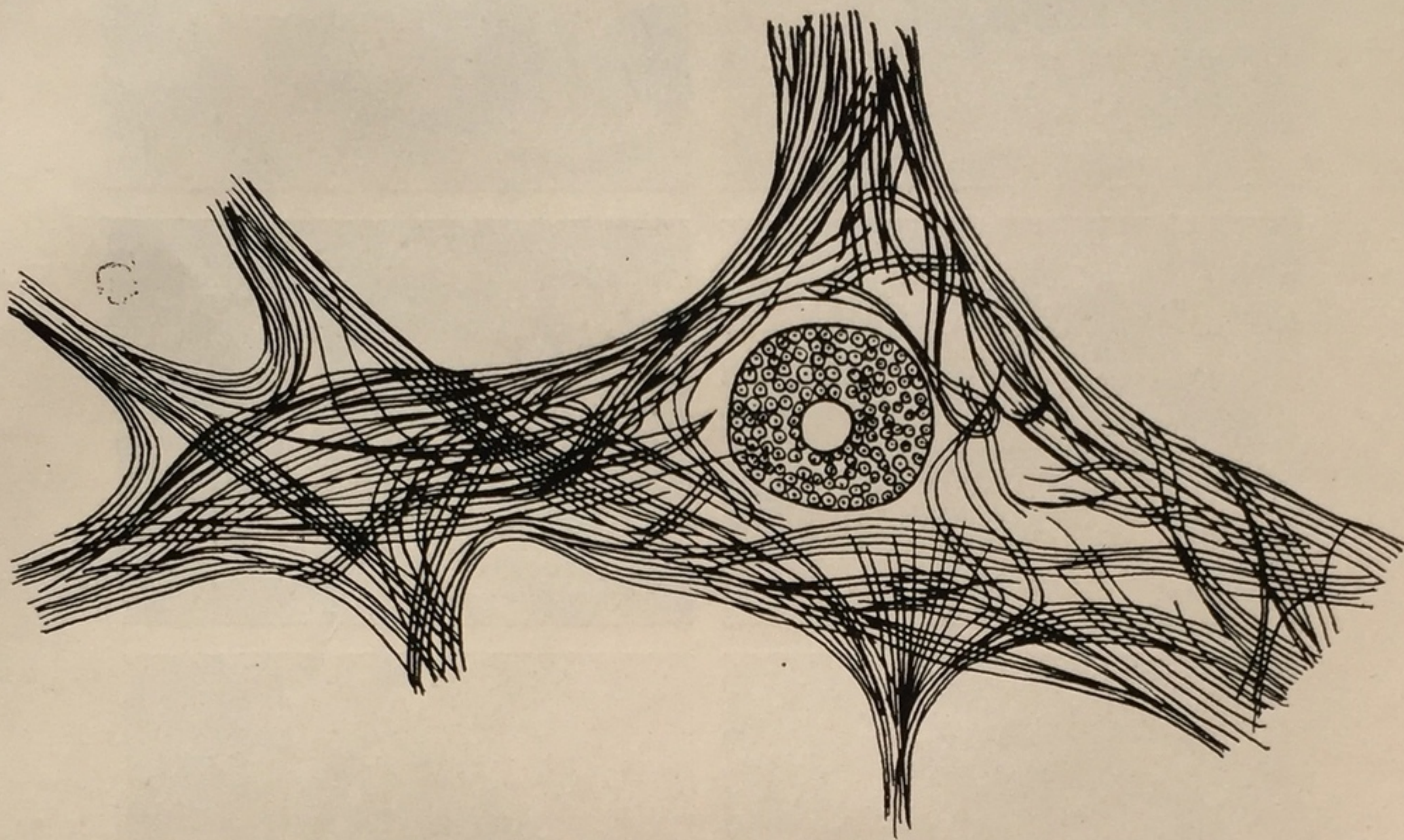


Рис. 28. Фибриллы в двигательной клетке спинного мозга человека (по Бете).

Современные исследования показывают, что при различных физиологических и патологических состояниях мягкотных нервных волокон наблюдается изменение метаболических процессов в шванновских клет-

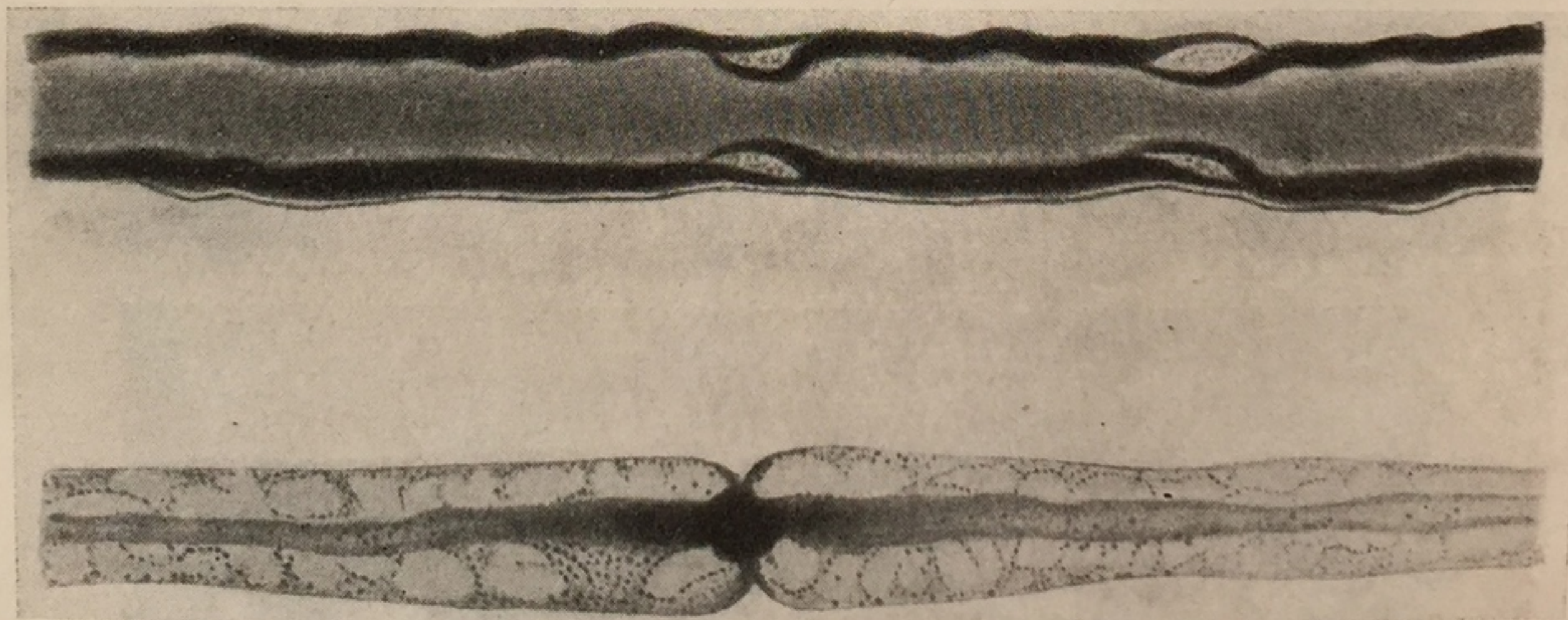


Рис. 29. Нервное волокно.

1 — окраска по Марки; 2 — окраска серебряным методом.

ках — активности ферментов фосфорного обмена и холинэстеразы (В. В. Португалов). В пользу предположения, что миелин имеет значение для изоляции аксона от соседних нервных волокон, приводится ряд физиологических и морфологических доказательств (Б. И. Лаврентьев) (рис. 29). Однако роль миелина, по-видимому, не ограничива-



ется функцией изоляции. Согласно исследованиям Фессара (Fessard), В. В. Португалова и др., миелин принимает активное участие в проведении возбуждения по нервному волокну.

Изучение внутривольного строения безмякотных волокон (В. В. Португалов, 1946) показало, что оболочка безмякотного волокна представляет собой непрерывную сеть, образованную тонкими трабекулами шванновского синцития с неравномерно расположенными ядрами.

## Невроглия

Невроглия, или просто глия, представляет собой межуточную ткань в центральной нервной системе, являясь тканью эктодермального происхождения. Невроглия находится в тесной связи с клетками серого вещества спинного и головного мозга, в белом веществе — с волокнами. Количество соединительной ткани в мозговом веществе весьма незначительно, она входит как составная часть сосудистой системы и оболочек.

Вопросы клеточной и волокнистой структуры невроглии также недостаточно разработаны; сложность строения невроглии поставила перед исследователями вопрос, можно ли рассматривать ее как единую ткань, а в связи с этим и вопрос о том, насколько обоснованы такие понятия, как «глиоархитектоника», «глиогенез», «глиоретикул» и др.

Невроглия состоит из следующих элементов: клеток с отростками и без отростков, волокон в качестве отростков глиозных клеток и самостоятельных волокон в виде глиофибрилл.

К зрелым элементам невроглии относятся: 1) астроцитарная глия; 2) олигодендроглия; 3) микроглия.

Астроцитарная глия<sup>1</sup> (рис. 30) состоит из астроцитов, которые разделяются на протоплазмные и волокнистые. Главное различие между ними заключается в том, что у протоплазмных астроцитов нет глиофибрилл, больше коротких отростков (которые часто мелко ветвятся); волокнистые же астроциты имеют глиофибриллы, отростки их более длинные, прямые и делятся дихотомически. Одна форма астроцитов может переходить в другую. Ядра астроцитарных клеток довольно большие, неправильной овальной формы.

Ядро содержит небольшое количество хроматина и дезоксирибонуклеиновой кислоты. В протоплазме этих клеток расположен аппарат Гольджи и глиосома — митохондриальная зернистость. Характерной особенностью астроцитов является наличие у них опорных ножек, при помощи которых они, располагаясь по стенкам мелких кровеносных сосудов, образуют глиозную мембрану.

Волокнистые астроциты располагаются в белом веществе мозга, а также около оболочек и сосудов мозга; в сером же веществе преобладают протоплазмные астроциты. Специфической структурой астроцитарной глии являются глиофибриллы, или глиозные волокна, которые возникают из протоплазмы глиозных клеток — волокнистых астроцитов. Глиофибриллы не гомогенны, а состоят из мицелл. Они образуются путем коагуляции или желатинизации дисперсных белковых частиц коллоидного раствора. Новые отложения белковых частиц обуславливают дальнейший рост глиофибрилл. Эти волокна возникают в местах

<sup>1</sup> Синонимы: макроглия, клетки Дейтерса, паукообразные клетки, астроциты.



наибольшего растяжения протоплазмы — в отростках и по краям клетки. Эти ее области в результате образования фибрилл приобретают большую плотность. Возникновение глиофибрилл и обмен веществ в них находятся под постоянным регуляторным влиянием их клеточной системы.



Рис. 30. Астроцитарная глия. Различные ее формы.

Допускается возможность отделения глиофибрилл с частью протоплазмы от клетки, в которой возникают новые волокна.

Олигодендроглия состоит из глиозных клеток, меньших по размерам, чем астроциты (рис. 31). Характерным признаком клеток олигодендроглии является ядро — круглое, пузырчатое, окруженное очень



небольшим количеством протоплазмы. Тело их неправильной угловатой формы, из углов часто выступают отростки. Количество отростков и их расположение варьируемо. Некоторые отростки клеток (в виде плюща) обвивают соседние волокна. Олигодендроглия встречается в очень большом количестве в белом веществе, в меньшем количестве — в сером веществе, где является сателлитом нервных клеток и сосудов. Характерной особенностью олигодендроглии белого вещества является расположение ее клеток попарно рядами и отсутствие глиофибрилл.

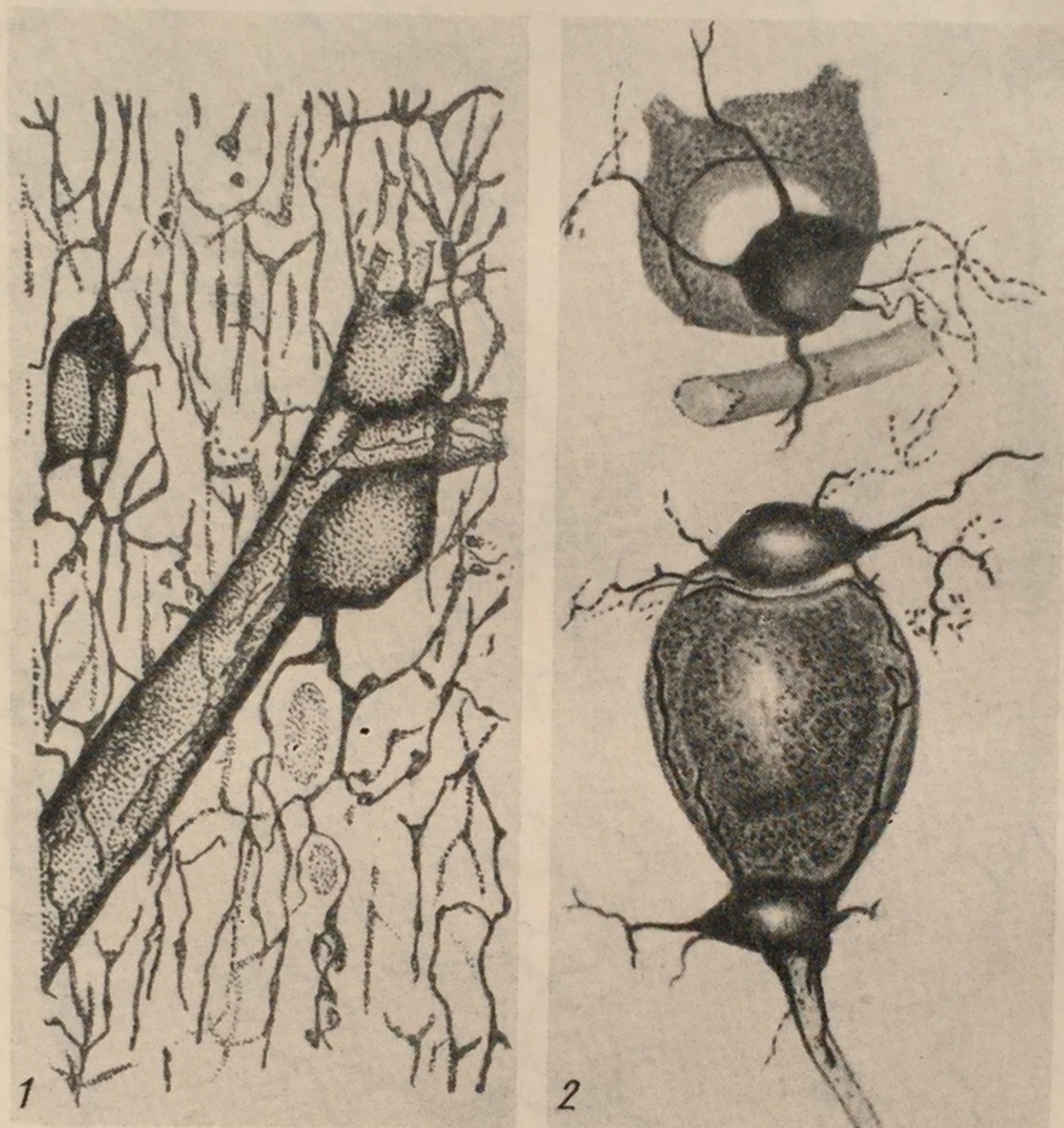


Рис. 31. Олигодендроглия.

1—сателлиты на сосудах в белом веществе мозжечка; 2—сателлиты нервных клеток коры мозжечка (по Пенфильду).

Микроглия, или глия Гортгеа (Horteg) (мезоглия), происходит от эмбриональных клеток мягких оболочек мозга, которые проникают в мозг на поздних стадиях его развития; их миграция в центральную нервную систему продолжается даже несколько дней и после рождения. По отношению к нервным клеткам они являются сателлитами, отличаясь от первых не только хемотропизмом, но и стереотропизмом. Обычно они располагаются или около какой-нибудь стороны клетки, или у вершины, или у основания.

Размножаются эти клетки путем митоза. В начале своего возникновения клетки микроглии имеют круглую форму. При движениях выпускают малые или большие псевдоподии; в стадии же покоя они делаются ветвистыми. Ядра клеток Гортгеа небольшие, почти не бывают круглыми, чаще удлиненной, овальной или неправильной угловатой формы, очень богаты хроматином, при окраске темно окрашиваются.



По структуре их сравнивают с лимфоцитами. Протоплазма окружает ядро в виде узкой полоски. Она вытягивается в отростки, которые очень ветвисты, конечные их ветви покрыты шипиками; отростки бывают разной длины и толщины и их количество различно (рис. 32).

Форма клеток Гортега изменчива в зависимости от разных условий. В нормальных условиях в зрелом мозгу клетки Гортега распола-



Рис. 32. Основные типы клеток Гортега в человеческом мозгу.

А — биполярная форма; В — то же, двухъядерная; С — мультиполярная клетка с разветвленными отростками; D — мультиполярная клетка, обильно снабженная шипиками; E — изогенные клетки с симметрично расположенными отростками; F — бифуркационное ветвление основных отростков у биполярной клетки (Гортега).

гаются довольно равномерно. В то же время они неодинаково представлены в отдельных слоях коры большого мозга; их мало в слое I, и они расположены больше около сосудов; в слое малых пирамид их больше, они являются сателлитами этих клеток; в слое V их также мало, и они в основном располагаются у сосудов. В белом веществе коры головного мозга их еще меньше.



Экономо (Economo) считает, что межуточное вещество, располагающееся между ганглиозными клетками, занимает гораздо больший объем, чем сами клетки. По Экономо, отношение объема ганглиозных клеток к объему мозговой коры у человека равняется 1:20. У высших животных межуточное вещество развито очень значительно по сравнению с нейронами.

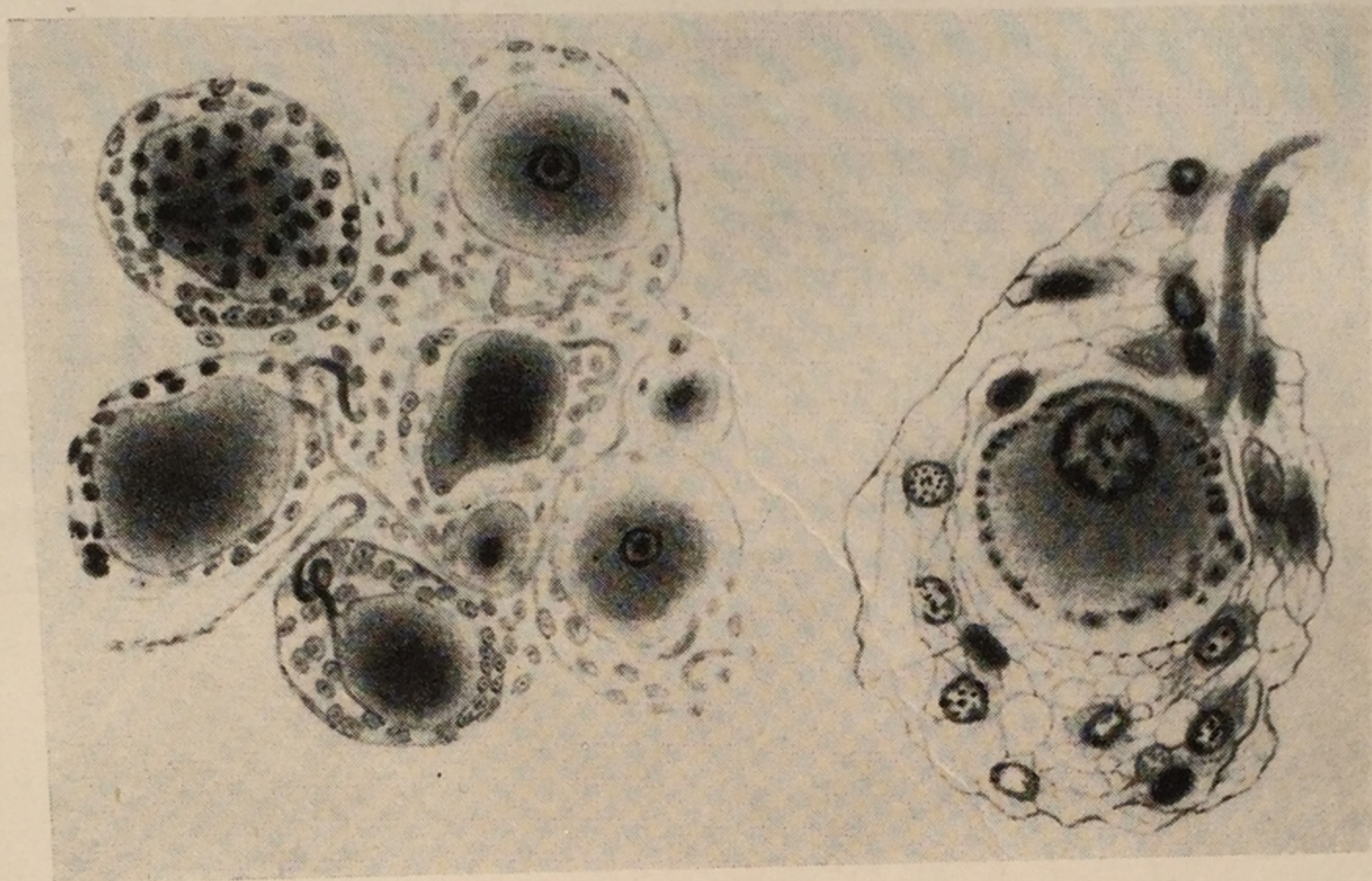


Рис. 33. Клетки-сателлиты вокруг ганглиозных клеток. Слева — по Кею Рециусу, справа — по Штеру Ир. Микроскопическое увеличение слева почти в 260 раз, справа — почти в 780 раз. Описание в тексте.

В отношении функции неvroглии мнения очень менялись: довольно долгое время ей приписывали роль опорной основы нервных элементов. Однако дальнейшее исследование показало, что она является не только опорной тканью, но и имеет отношение к процессам питания клеточных элементов, а следовательно, к обмену веществ мозговой ткани.

Корнмюллер (Kornmüller) считает, что в проведении возбуждения определенную роль играют расположенные в большом количестве в неvroглии так называемые «нейрогенные добавочные клетки (сателлиты)». Корнмюллер полагает, что нейрогенные добавочные клетки обладают нейросекреторными функциями, выделяя вещества, регулирующие состояние возбудимости нервных клеток (рис. 33).

Например, Гесс показал, что при электрораздражении «центра сна» возбуждение распространяется на элементы неvroлогии — «нейрогенные добавочные клетки», которые, продуцируя вещества, вызывающие возбуждение, влияют таким образом на состояние возбудимости нейронов. Некоторые авторы (Корнмюллер и др.) высказали предположение, что при психических заболеваниях нарушается секреция этих клеток или их химизм. Они считали, что при депрессиях уменьшается количество секреторных веществ, при маниакальных состояниях — увеличивается. Эта гипотеза явилась причиной ряда исследований, подтверждающих существование веществ, которые продуцируются сателлитами.

Корнмюллером (1949) и др. изучались жирорастворимые экстракты головного мозга (обработанные ацетоном и эфиром). При помощи иссле-



дования биотоков мозга было показано, что мозговой экстракт животных, подвергавшихся ранее электрошоку, обладает большей активностью, чем у нормальных животных. При электрошоке у животных отмечается значительное повышение амплитуды потенциалов, что объяснялось увеличением секреции сателлитов и последующим повышением возбудимости нейронов.

Применение мозговых экстрактов и их фракций (в виде инъекций) больным, страдающим так называемыми эндогенными психозами, приводило к некоторой нормализации вегетативных нарушений настроения, сна и т. д. Кроме того, указывалось, что «шоковые» экстракты обладают свойствами увеличивать интенсивность обменных процессов в центральной нервной системе. Однако нужно отметить, что все эти исследования нуждаются в проверке, в частности, следует изучить влияние мозговых экстрактов на состояние высшей нервной деятельности животных.

Среди гипотез о физиологической роли глии нужно отметить высказывания Галамбоса (Galambos, 1961), по мнению которого, она является структурным элементом, обеспечивающим длительные следовые процессы в нервной системе.

СТРОЕНИЕ  
МОЗГА

является воз  
имеется толь  
нительной ф  
витие кора п  
древняя и ст  
кора достига  
данные подт  
шария явля  
человека, ус  
ды. Чем вы  
становится е  
безопасности  
гими деятель  
так и внеш  
него опреде  
ступенях зо  
для него ми  
общая деяте  
Таким  
системы нап  
боты всех  
И. П. Павл  
Первук  
низшей нер  
следствие с  
ностью, «чт  
1 И. П.  
стр. 257.



### СТРОЕНИЕ КОРЫ БОЛЬШОГО МОЗГА

В процессе видового развития животных особенно важным является возникновение и развитие коры больших полушарий. У амфибий имеется только так называемая древняя и старая кора, связанная с обонятельной функцией, у рептилий появляется новая кора. Большое развитие кора получает у млекопитающих, где новая кора увеличивается, а древняя и старая, наоборот, уменьшается. Наибольшего развития новая кора достигает у приматов и особенно у человека. Эти морфологические данные подтверждают учение И. П. Павлова о том, что большие полушария являются органом высшей нервной деятельности животных и человека, устанавливающим взаимоотношения организма и внешней среды. Чем выше стоит животное в филогенетическом ряду, тем сложнее становится его поведение в жизни — в доставке пищи, в охране своей безопасности и т. д. «Каждое живое существо отвечает теми или другими деятельностями только на определенные явления как внутреннего, так и внешнего мира, следовательно, оно разлагает его, выделяет из него определенные специальные явления. Чем выше стоит животное на ступенях зоологической лестницы, тем более отдельностей представляет для него мир, тем через большее число отдельных явлений определяется общая деятельность животного»<sup>1</sup>.

Таким образом, мы можем сказать, что деятельность всей нервной системы направлена, с одной стороны, на объединение, интеграцию работы всех частей организма, а с другой стороны, — как говорит И. П. Павлов, — «на связь организма с внешними условиями».

Первую половину этой нервной деятельности И. П. Павлов назвал низшей нервной деятельностью в противопоставление второй, которая вследствие сложности и тонкости была названа высшей нервной деятельностью, «что обычно называется поведением животных и человека»<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 1. М.—Л., 1951, стр. 257.

<sup>2</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 2. М.—Л., 1951, стр. 106.



Необходимо здесь снова остановиться на том значении, которое И. П. Павлов придавал структуре или, как он говорил, конструкции мозга при обосновании и развитии своих идей о высшей нервной деятельности. Он постоянно подчеркивал значение конструкции мозга в разработке и развитии учения о высшей нервной деятельности. Собственно говоря, это вытекало из основных принципов, лежащих в основе учения о высшей нервной деятельности: из принципа структурности или системности, принципа приурочения динамики к структуре, т. е. распределения функций по структурам и системам головного мозга.

Разбирая опыты с экстирпацией отдельных областей коры больших полушарий и поведения подопытных собак, И. П. Павлов особенно подчеркивал первостепенное значение конструкции больших полушарий в выполнении задач организма правильного ориентирования в окружающей среде, уравнивания с нею. И. П. Павлов говорил: «После этого как сомневаться и в дальнейшем значении более подробных черт конструкции!»<sup>1</sup>.

В ряде экспериментов с удалением всей височной области или отдельных ее участков устанавливались различные формы и степени утраты различения собакой сложных звуков, клички и т. д., в то же время сохранялась способность точно различать отдельные звуки, например один тон от другого. Разбирая эти опыты, И. П. Павлов восклицал: «Какое яркое доказательство капитального значения специальной конструкции».

### БОРОЗДЫ, ИЗВИЛИНЫ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Многочисленные борозды делят поверхность коры полушарий на извилины. У человека в первые месяцы внутриутробной жизни полушария большого мозга лишены борозд, поверхность их гладкая. Затем постепенно появляются борозды, которые делят поверхность полушария на извилины. По степени глубины и постоянства борозды делятся на первичные, вторичные и третичные, не имеющие постоянного расположения, формы и размеров на разных мозгах. К моменту рождения имеются все первичные и вторичные борозды, количество борозд невелико, они развиваются главным образом в первые годы после рождения, так что к 7 годам мозг имеет вид мозга взрослого человека (рис. 34).

Первой бороздой на наружной поверхности мозга у нижнего ее края появляется сильвиева борозда (*fissura Sylvii*), которая сначала имеет вид небольшого вдавления (*fossa Sylvii*), которое в дальнейшем углубляется, удлиняется во всех направлениях, главным образом назад и слегка кверху, и перекрывается лобной, теменной и височной корой. Затем на наружной поверхности появляется вторая глубокая борозда — центральная (*sulcus centralis Rolandi*), которая начинается несколько кзади от середины верхнего края полушария и идет вниз и вперед, заканчиваясь, немного не доходя до сильвиевой борозды. Эти две борозды делят полушарие на доли: впереди от центральной борозды и кверху от сильвиевой лежит лобная доля (*lobus frontalis*), кзади от центральной борозды — теменная (*lobus parietalis*), ко-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание трудов. Т. 3, ч. II. М., 1951, стр. 169.

торая без рез-  
pitalis), кнizu  
temporalis), а  
(insula Reili).  
лины. В лобно-  
ные борозды

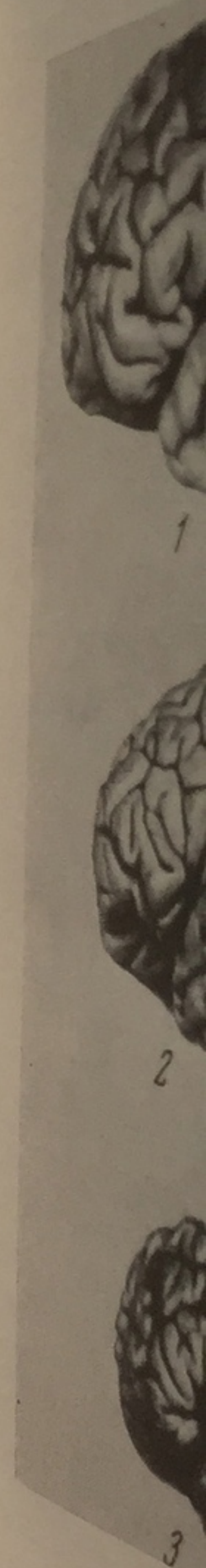


Рис. 34  
1 — взрослый; 2 —

извилины, которые  
В теменной доле п-  
извилину от темен-  
две доли — вер-  
трем височными ш-  
доле глубокой по-  
на внутренней бороз-  
затылочной борозд-  
под названием кл-  
язычковая извилин-  
доли проходит ор-  
отделяет орбиталь-



торая без резких границ переходит в затылочную долю (*lobus occipitalis*), книзу от сильвиевой борозды лежит височная доля (*lobus temporalis*), а в глубине сильвиевой борозды находится островок (*insula Reili*). Каждая доля вторичными бороздами делится на извилины. В лобной доле на наружной поверхности (рис. 35) прецентральные борозды отделяют переднюю центральную извилину от лобных

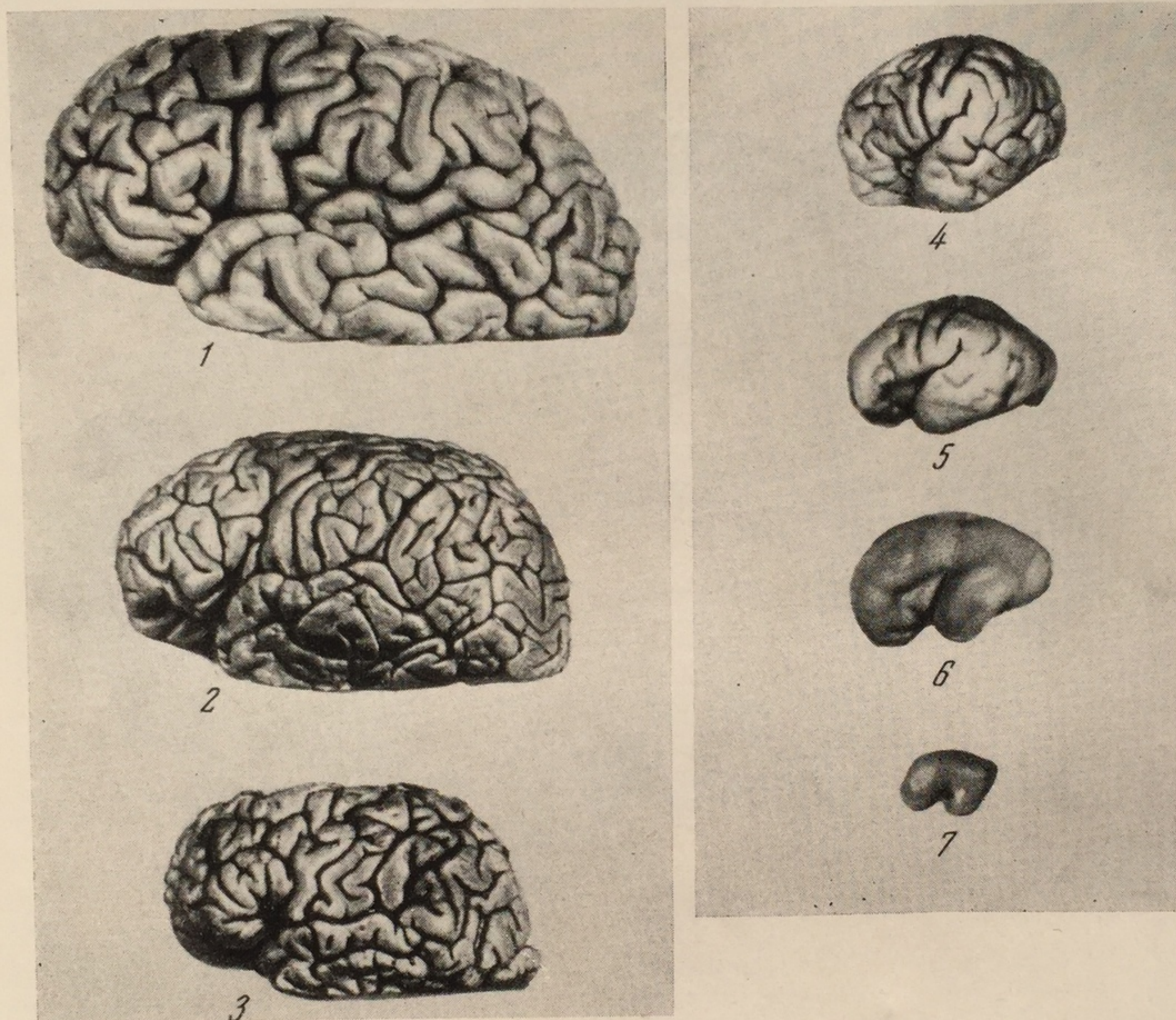


Рис. 34. Развитие больших полушарий мозга человека.

1 — взрослый; 2—4 года; 3 — новорожденный; 4 — 33 недели; 5 — 25 недель; 6 — 21 неделя; 7 — 12 недель.

извилины, которые лобными бороздами отделяются друг от друга. В теменной доле постцентральная борозда отделяет заднюю центральную извилину от теменных, а межтеменная борозда делит теменную долю на две дольки — верхнюю теменную и нижнюю теменную. Височная доля тремя височными бороздами делится на три извилины. В затылочной доле глубокая шпорная борозда (*fissura calcarina*), располагающаяся на внутренней поверхности полушария (рис. 36) вместе с теменно-затылочной бороздой, ограничивает затылочную извилину, известную под названием клина (*cuneus*); книзу от шпорной борозды лежит язычковая извилина (*gyrus lingualis*). На нижней поверхности лобной доли проходит обонятельная борозда (*sulcus olfactorius*), которая отделяет орбитальные извилины от прямой извилины.



Большие полушария в процессе развития быстро растут. В 3—4 месяца внутриутробной жизни они покрывают зрительные бугры и достигают четверохолмия, а к концу 7-го месяца покрывают и мозжечок. У новорожденного полушария полностью покрывают средний мозг и мозжечок.

Исследования И. Н. Филимонова, посвященные сравнительно-анатомическому развитию полушарий мозга и классификации коры больших

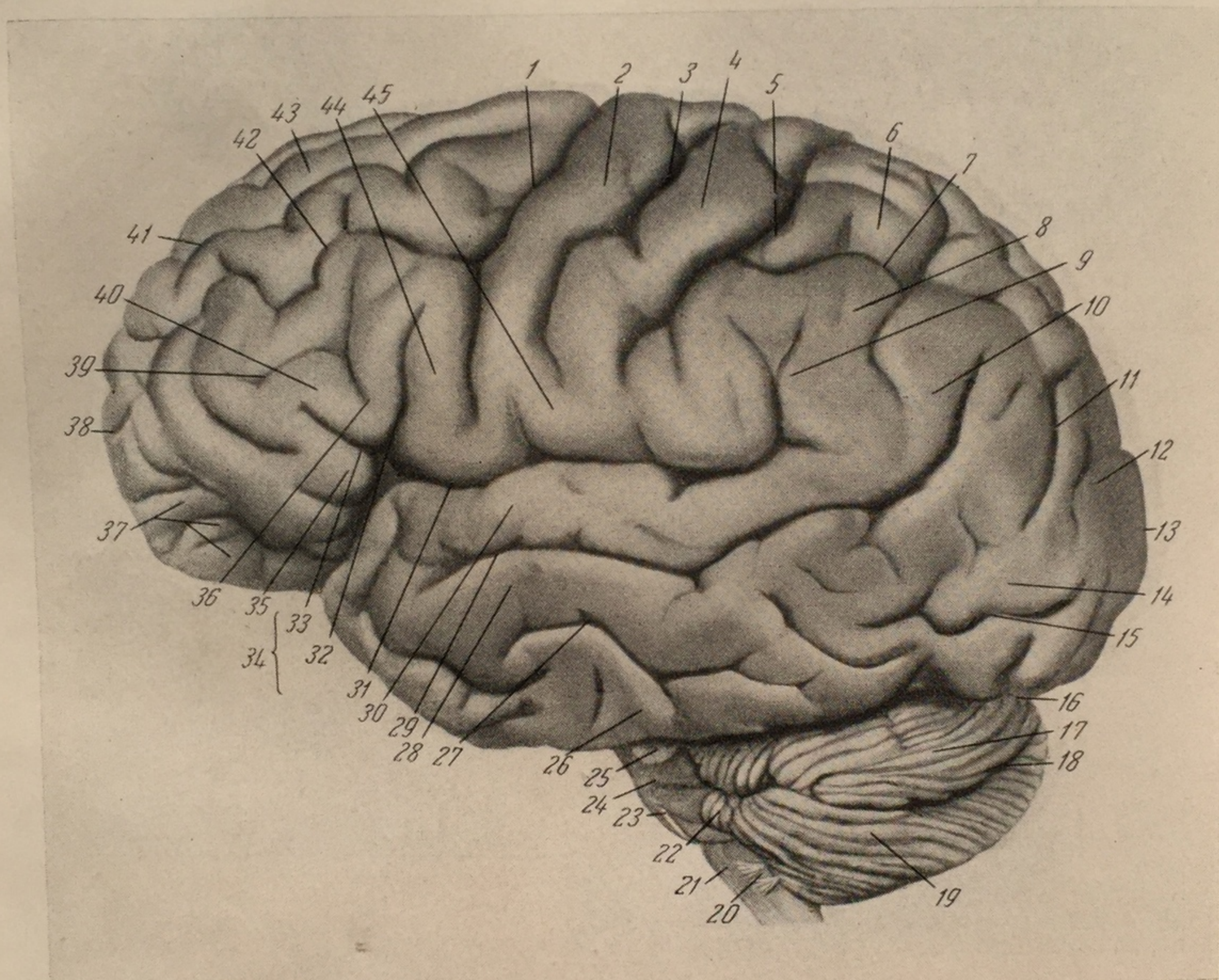


Рис. 35. Наружная поверхность левого полушария мозга человека.

1 — sulcus praecentralis; 2 — gyrus centralis anterior; 3 — sulcus centralis; 4 — gyrus centralis posterior; 5 — sulcus retrocentralis; 6 — lobus parietalis sup.; 7 — sulcus interparietalis; 8 — lobus parietalis inf.; 9 — gyrus supramarginalis; 10 — gyrus angularis; 11 — sulcus occipitalis transversus; 12 — gyrus occipitalis sup.; 13 — polus occipitalis; 14 — gyri occipitalis lat.; 15 — sulcus occipitalis lat.; 16 — fissura cerebri; 17 — lobulus semilunaris sup.; 18 — sulcus horizontalis cerebelli; 19 — lobulus semilunaris inf.; 20 — n. hypoglossus; 21 — pyramis (medulae oblongatae); 22 — flocculus; 23 — n. abducens; 24 — pons; 25 — n. trigeminus; 26 — gyrus temporalis inf.; 27 — sulcus temporalis medius; 28 — gyrus temporalis medius; 29 — sulcus temporalis sup.; 30 — gyrus temporalis medius; 31 — ramus posterior; 32 — ramus ant. ascendens; 33 — ramus ant. horizontalis; 34 — fissura cerebri lat. (Sylvii); 35 — pars orbitalis; 36 — pars triangularis; 37 — gyri orbitalis; 38 — polus frontalis; 39 — sulcus frontalis inf.; 40 — gyrus frontalis inferior; 41 — sulcus frontalis sup.; 42 — gyrus frontalis medius; 43 — gyrus frontalis superior; 44 — pars operculi; 45 — operculum.

полушарий, показали, что развитие конечного мозга в ряду позвоночных характеризуется все большим захватом им первенства в сравнении с остальными отделами центральной нервной системы. По данным И. Н. Филимонова, отмечается все больший рост коры в сравнении с подкорковыми образованиями. Вместе с тем следует подчеркнуть, что



в классе млекопитающих в качестве ведущего звена морфофизиологического прогресса выявляется рост и усложнение строения новой коры. Огромное значение приобретают качественные сдвиги, но чрезвычайно красноречивы и количественные показатели: в то время как у человека, по данным И. Н. Филимонова, на долю новой коры приходится около 96% всей поверхности полушария, у собаки она занимает 84%, у кролика 56%, у ежа только 32% и еще гораздо меньшую относительную

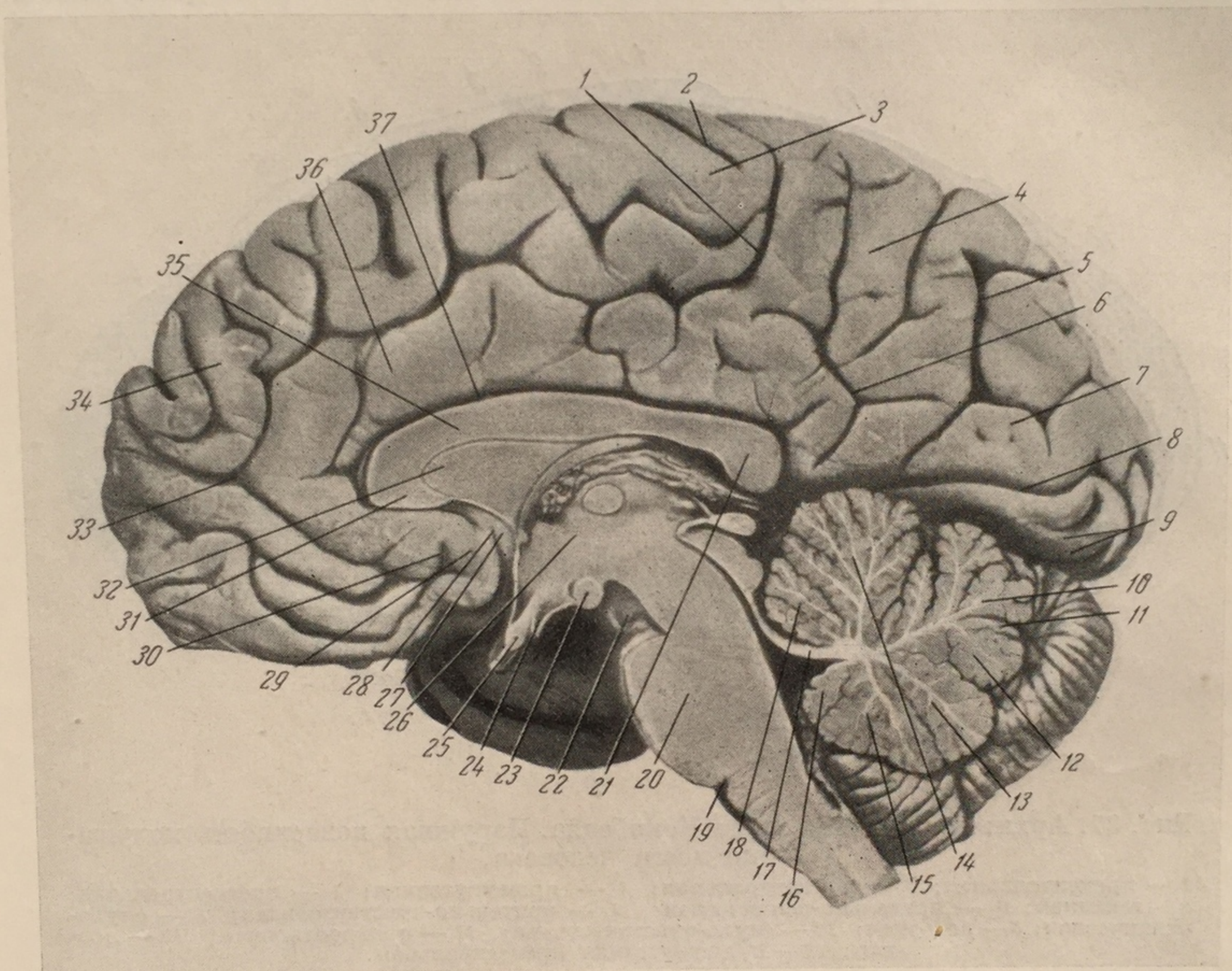


Рис. 36. Внутренняя поверхность полушария большого мозга, мозжечка и ствола мозга.

1 — sulcus cinguli (pars marginalis); 2 — sulcus centralis (rolandi); 3 — lobulus paracentralis; 4 — praecuneus; 5 — fissura parieto-occipitalis; 6 — sulcus subparietalis; 7 — cuneus; 8 — fissura calcarina; 9 — gyrus lingualis; 10 — declive; 11 — folium vermis; 12 — tuber vermis; 13 — pyramis; 14 — culmen; 15 — vula; 16 — nodulus; 17 — lingula; 18 — lobulus centralis; 19 — foramen caecum; 20 — pons; 21 — splenium; 22 — n. oculomotorius; 23 — corpus opticum; 24 — sulcus hypothalamicus; 25 — gyrus subcallosus; 26 — sulcus parolfactorius post; 27 — area parolfactoria (brocae); 28 — rostrum; 29 — reptum pellucidum; 30 — sulcus parolfactorius ant.; 31 — sulcus cinguli (pars frontalis); 32 — gyrus frontalis sup.; 33 — truncus corporis callosi; 34 — gyrus cinguli; 35 — sulcus corporis callosi.

величину она имеет у рептилий. Совершенно очевидно, что этим морфологическим соотношениям должны соответствовать и функциональные. «Совершенствованию форм поведения, — говорит И. Н. Филимонов, — усложнению анализа и синтеза получаемых организмом раздражений в процессе эволюции соответствует рост коры большого мозга в сравнении с подкорковыми образованиями и стволовыми механизмами».



## ЦИТО- И МИЕЛОАРХИТЕКТОНИКА

В конце XIX и особенно в начале XX века имело место значительное развитие гистологических исследований, в частности в области центральной нервной системы.

Большой вклад в науку о мозге составили исследования нашего соотечественника В. А. Беца (1834—1894), одного из основоположников цитоархитектоники коры больших полушарий. В передней центральной извилине В. А. Бец открыл наличие гигантских пирамидных клеток,

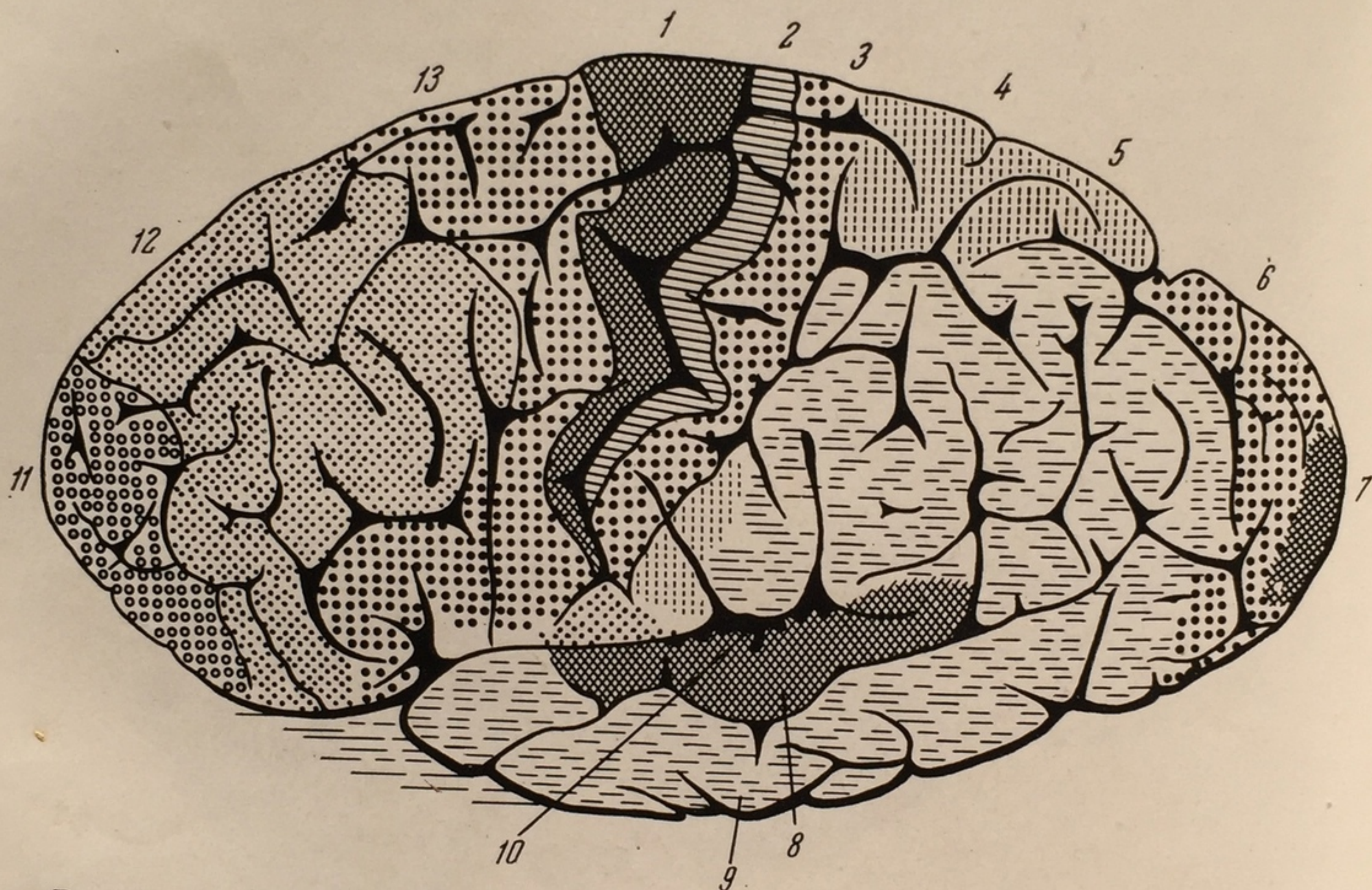


Рис. 37. Архитектоническая карта Кемпбелла. Наружная поверхность полушария мозга человека.

1 — прецентральная; 2 — постцентральная; 3 — промежуточная; 4 — постцентральная; 5 — теменная; 6 — зрительно-психическая; 7 — зрительно-чувствительная; 8 — слуховая; 9 — височная; 10 — слухово-чувствительная; 11 — префронтальная; 12 — лобная; 13 — промежуточная прецентральная.

впоследствии получивших название бецовских клеток. Исследования В. А. Беца имели большое значение в дальнейших исследованиях структуры и функции мозга. В. А. Бец обнаружил также системные поражения коры при некоторых формах заболеваний центральной нервной системы, положив тем самым начало так называемой патоархитектонике (рис. 37, 38, 39, 40).

В начале XX века Кемпбелл (Campbell), Смит (Smith), Бродман (Brodmann), Ц. и О. Фогты (С. и О. Vogt), Розе (Rose) и др. внесли много нового в изучение архитектоники коры большого мозга животного и человека.

В 1925 г. Экономо и Коскинас опубликовали атлас архитектоники коры мозга с подробным сопроводительным текстом.

Характерными для указанных авторов являются узколокализационистские направления и стремление свести сложную локализацию функций в коре больших полушарий к отдельным архитектоническим полям.



Далее следует указать, что значительная часть ранних архитектурных работ страдает отсутствием необходимых сравнительно-анатомических сопоставлений, кроме того, в этих работах не рассматриваются сложные структурные образования коры больших полушарий в эволюционном аспекте. Наиболее же существенным недостатком этих исследований является то, что морфологические и структурные образования изучались в отрыве от основных закономерностей физиологических процессов высших отделов центральной нервной системы.

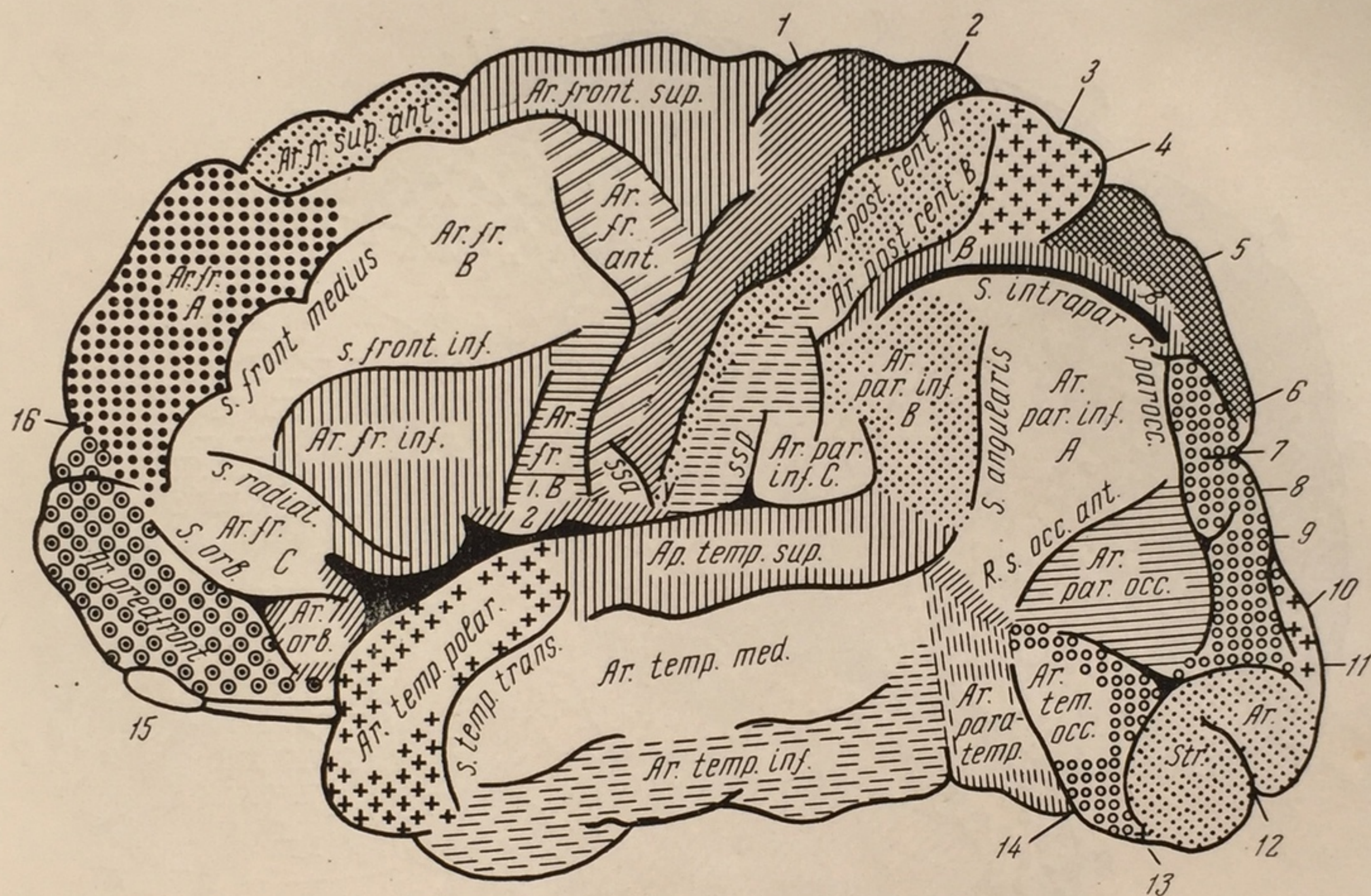


Рис. 38. Архитектоническая карта Смита. Наружная поверхность полушария мозга человека.

1 — Ar. praecent; 2 — Ar. praecent; 3 — Ar. par. sup.; 4 — S. pariet sup. joining s. praecunei on medial surface; 5 — Ar. par. sup.; 6 — parocc; 7 — inc. par. occ.; 8 — Ar. peristr; 9 — s. occ. parames; 10 — Ar. parastr; 11 — S. lunatus joining s. praelum at ist midpoint; 12 — S. calc. ext.; 13 — s. lunatus; 14 — s. occ. inf.; 15 — bulbus olfact.; 16 — S. supraros front. morg.

Отсутствие такого сочетания с физиологией, естественно, ограничивало дальнейшее развитие морфологии и использование ее достижений для задач физиологии и патофизиологии высшей нервной деятельности.

После работ русского ученого В. А. Беца разработка архитектурных исследований началась в Советском Союзе с 1927 г. в Московском институте мозга, в котором с самого начала деятельности в основу исследований был положен эволюционный принцип, позволяющий на сравнительно-анатомическом материале установить не только характерные особенности строения коры больших полушарий у отдельных представителей животного мира, но и попытаться вывести закономерности в организации этих особенностей в процессе развития. Необходимым дополнением этих исследований была разработка структурных образований в процессе онтогенеза.

Значительное развитие у млекопитающих и особенно у человека получает большой или, как его называют, конечный мозг: у человека



он по размерам превосходит все остальные отделы центральной нервной системы. На ранних стадиях эволюции передний мозг еще невелик. Клеточные элементы, составляя ядра серого вещества, прилегают к боковым стенкам III желудочка, образуя начало так называемых подкорковых ганглий. Передняя часть мозга занята обонятельным мозгом. В эволюции передний мозг все больше и больше увеличивается, образуя большие полушария, являющиеся органом высшей нервной деятельности (поведения) животных и человека (И. П. Павлов).

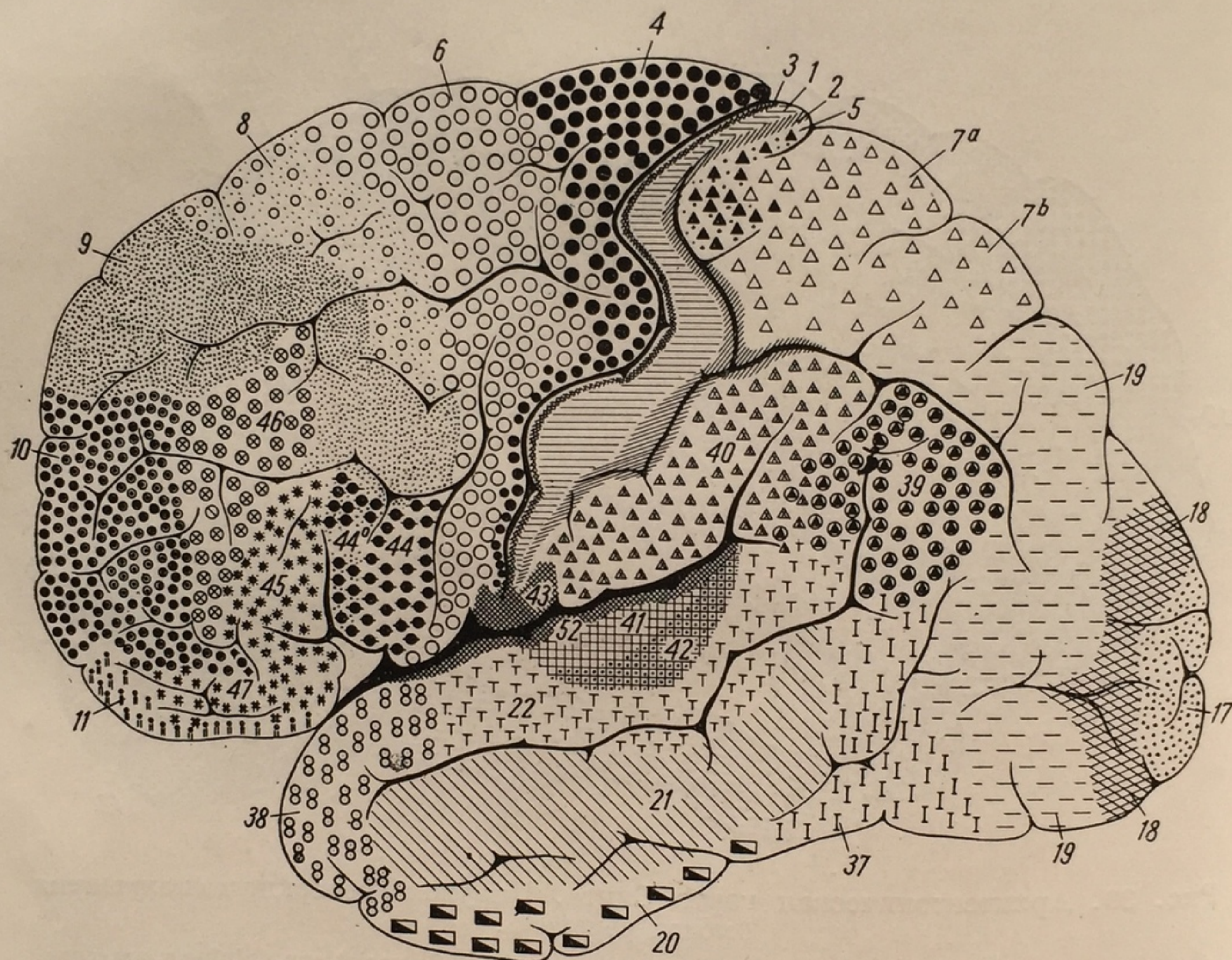


Рис. 39. Архитектоническая карта Бродмана. Наружная поверхность полушария мозга человека.

Подобные же данные характеризуют и индивидуальное развитие мозга человека (онтогенез).

Обнаружено, что области коры человека, различные по своему филогенетическому происхождению, в процессе индивидуального развития ведут себя по-разному. Филогенетически более старые образования, связанные с ранее формирующимися системами, созревают раньше, чем филогенетически более новые образования.

Раньше других в коре больших полушарий на V лунном месяце могут быть выделены ядра двигательного анализатора — поля 4 и 6 прецентральной области (Л. А. Кукуев), но дифференцировка и этих полей идет неодинаково — поле 4 развивается несколько раньше, чем поле 6.

Почти одновременно с ядром двигательного анализатора, лишь немного позднее, на VI лунном месяце, выделяется ядро кожного анализатора — поля 1, 2, 3,  $\frac{3}{4}$  постцентральной области (В. М. Минаева).



Внутри ядра кожного анализатора происходит неравномерное развитие отдельных полей. Некоторые поля созревают ранее, другие — позднее.

Поля 17, 18 и 19 затылочной области, составляющие корковый конец зрительного анализатора, могут быть выделены из зародыша в 6 лунных месяцев, причем более старое филогенетически поле 17 созревает несколько ранее, чем более новые филогенетически поля 18 и 19 (Н. С. Преображенская).

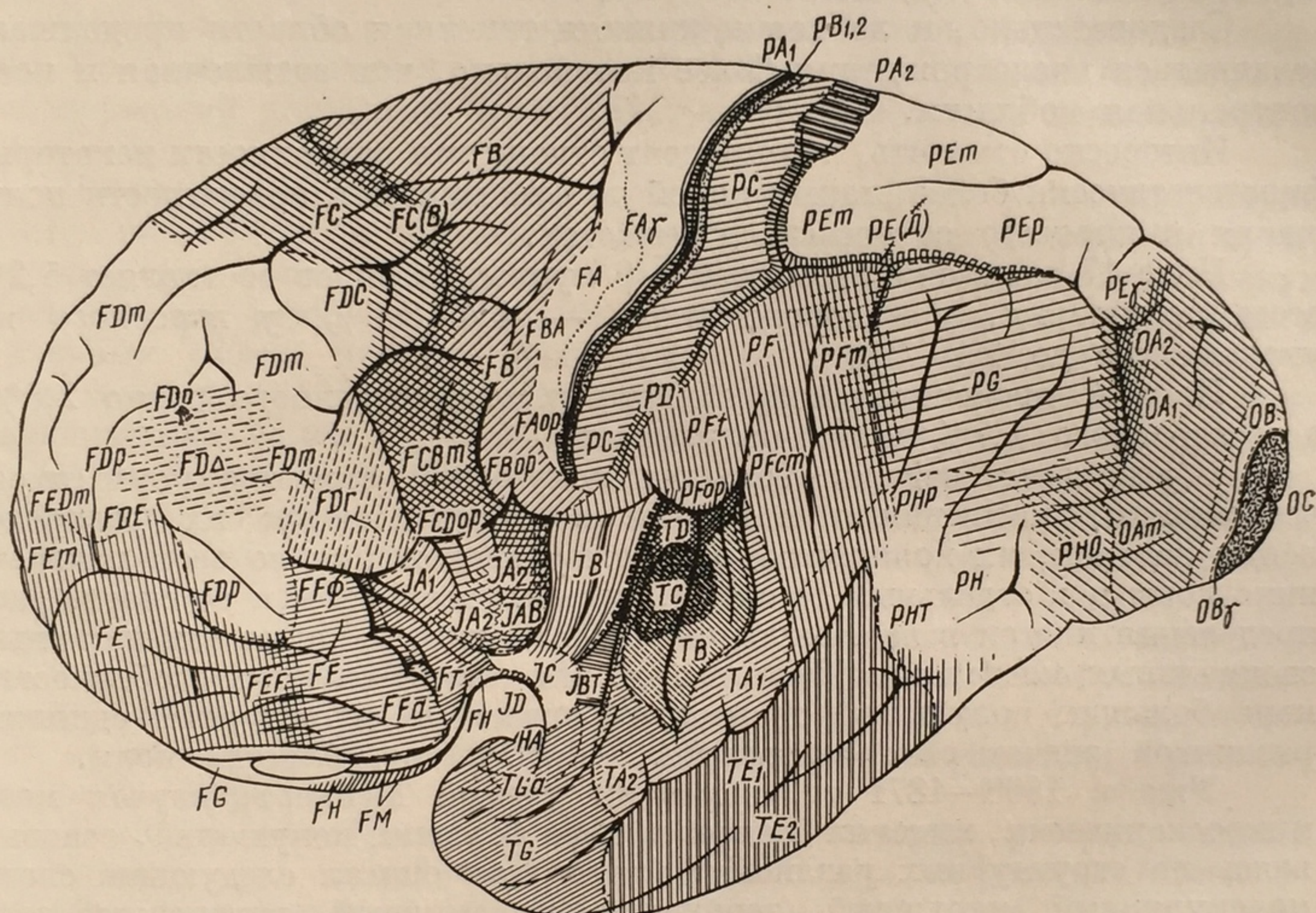


Рис. 40. Архитектоническая карта Экономо и Коскинас. Наружная поверхность полушария мозга человека.

Позже других начинают и заканчивают свое развитие такие филогенетически новые области, как лобная, нижняя теменная и височно-теменная, теменно-затылочная, связь которых с определенными анализаторами еще не установлена.

Так, поля лобной области можно выделить только на VII лунном месяце (Е. П. Кононова). Примерно в это же время дифференцируются и отдельные поля нижней теменной области (И. А. Станкевич).

Различные темпы развития находят свое выражение и в известных количественных показателях. Отношение поверхности отдельных областей к поверхности полушария различно на разных этапах развития. При этом в процессе постнатального развития филогенетически более старые области быстрее достигают соотношений, имеющих у взрослого, чем более новые.

В постцентральной области процент отношения области к поверхности полушария у новорожденного составляет 4,8, а у взрослого — 5,4.



В затылочной области эти отношения у новорожденного равны 12—13%, как и у взрослого.

В лимбической области эти отношения у новорожденного составляют 5,5%, у взрослого — 2%.

В то же время в лобной и нижней теменной областях эти отношения несколько иные. Так, лобная область у новорожденного занимает 21,5—20,6% всей поверхности полушария, а у взрослого — 24,3—24,2%, нижняя теменная область составляет у новорожденного 6,5—7,7%, у взрослого — 8—8,5% всего полушария.

Следовательно, и лобная и нижняя теменная области продолжают развиваться после рождения более интенсивно, чем затылочная и постцентральная области.

Интересно отметить, что процент отношения поверхности некоторых филогенетически более старых полей по отношению к поверхности полушария в процессе онтогенеза снижается.

Поле 17 затылочной области в 6 лунных месяцев составляет 5,2% всего полушария, у новорожденного — 4,4—3,9%, у взрослого же уменьшается до 2,9—3%.

Поле 4 прецентральной области у новорожденного равно 2,8%, а у взрослого 1,7% всего полушария.

В различных отделах больших полушарий строение коры имеет особенности, касающиеся величины и формы клеток их распределения на слои, их количества, густоты расположения во всем поперечнике коры и в отдельных ее слоях, ширины всей коры и ее слоев, распределения клеток в вертикальном направлении, наличия тех или иных специальных клеточных форм и т. д. На основании этих особенностей кора больших полушарий делится на известные структурные единицы различной значимости: территории, области, подобласти, поля.

Уже в 1868—1871 гг. немецкий ученый Мейнерт, изучая мозг микроскопически, выделил 5 слоев в коре больших полушарий, основываясь на структурных различиях клеток; он описал следующие слои: молекулярный, наружный, зернистый, пирамидный, внутренний зернистый и слой веретенообразных клеток. Эти названия слоев коры мозга сохранились и до настоящего времени, однако некоторые авторы V слой разделили на V и VI (Люис), а другие на V, VI, VII (О. Фогт).

В дальнейшем исследованиях структуры коры — архитектонике — были посвящены работы Смита, Кемпбелла, Бродмана, М. Фогта, Экономо и др.

Исследования английского ученого Кемпбелла, касающиеся изучения как клеточной структуры (citoархитектоника), так и волокнистого строения коры (миелоархитектоника), проводились на коре мозга свиньи, кошки, собаки, шимпанзе и человека. Кемпбелл на основании своего материала делит кору мозга человека на 20 полей. В дальнейшем исследователи путем более дробного деления значительно увеличили количество архитектонических полей коры мозга человека.

Более подробное дробление коры на поля дал другой английский ученый — Смит. На основании изучения макроскопических срезов коры мозга он разделил ее у человека на 50 архитектонических полей.

Бродман на основании citoархитектонического исследования дал карты коры мозга человека, обезьян, хищных грызунов, насекомоядных и рукокрылых. Кора мозга человека подразделяется на 11 областей,



включающих 52 поля. В основном карта Бродмана совпадает с картой Кемпбелла, но деление карты Бродмана более детально.

Экономо и соавторы делят поверхность большого мозга на 7 долей: 1) лобную долю F, 2) теменную долю P, 3) островковую долю Z, 4) затылочную долю O, 5) височную долю T, 6) лимбическую долю L, 7) гиппокампову долю H. Номенклатура полей характеризуется двойным или тройным буквенным обозначением. Первая буква обозначает ту долю, к которой относится поле, вторая буква — порядок поля в данной доле и третья буква — основные свойства данного подполя.

Основная масса коры состоит из нервных клеток, волокон и неvroглия. Последняя является межклеточной тканью, роль которой заключается в поддержании клеточной структуры, а также в обмене веществ мозговой ткани.

По характеру структурных особенностей кора больших полушарий делится на области, а области на многочисленные так называемые архитектурные поля. Совокупность определенных цитоархитектонических признаков — форма и величина клеток, густота их расположения в различных слоях, наличие радиальности, характер перехода коры в белое вещество — составляет характеристику поля. Переход цитоархитектонических полей в рядом лежащие поля в различных местах коры различен, может быть или постепенным, или резким. Слои коры отличаются друг от друга по ширине, густоте, многообразию расположения клеточных элементов, по величине и форме клеток (цитоархитектоника). Наряду с цитоархитектоническими особенностями кора больших полушарий отличается в различных полях и особенностями волокнистого строения — так называемой миелоархитектоникой. Миелоархитектонические особенности зависят от характера распределения нервных волокон, от их калибра, от места их окончания и от их различия в различных слоях коры.

Исследования Бродмана, посвященные истории развития коры, показывают, что часть коры в известный период онтогенетического развития проходит фазу деления на 6 основных слоев, в другой же, меньшей, части коры такого деления на 6 слоев не происходит. Этим признаком обе части резко отличаются друг от друга. Первая часть коры названа Бродманом гомогенетической корой (изокортекс по О. Фогту), а другая часть — гетерогенетической корой (аллокортекс).

Шесть слоев новой коры больших полушарий мозга отличаются следующими особенностями.

Слой I — светлый, так называемый зональный, или молекулярный, характеризуется весьма незначительным количеством мелких клеточных элементов.

Слой II называется наружным зернистым, или корпускулярным, слоем из-за наличия значительного количества малой величины густо расположенных клеток зернистой формы. Следует указать, что вместе с зернистыми клетками имеются и малые пирамидные клетки.

Слой III — слой пирамидных клеток, он значительно шире, чем I и II слои, содержит пирамидной формы клетки неодинаковой величины и разного количества в различных полях коры мозга. В некоторых полях III слой делится на 2 или 3 подслоя в зависимости от величины пирамидных клеток и ширины слоя. Величина пирамидных клеток весьма разнообразна в различных областях и полях коры. Так же силь-



но варьирует характер расположения пирамидных клеток в вертикальном направлении, а именно в одних полях они расположены радиально, в других — диффузно.

Слой IV — внутренний зернистый слой, состоит главным образом из густо расположенных мелкоклеточных элементов. Слой IV претерпевает значительные изменения в некоторых полях коры мозга, например гетеротипическая кора. Так, в области коркового конца двигательного анализатора слой IV почти отсутствует (поля 4 и 6), в то время как в корковом конце зрительного анализатора (поле 17) этот слой очень широк и делится на подслои.

Слой V — ганглионарный, характеризуется наличием пирамидных клеток в небольшом количестве; среди них в некоторых полях имеются более крупные пирамидные клетки. Наиболее крупные пирамидные клетки встречаются в корковом конце двигательного анализатора (поле 4). Эти клетки носят имя впервые описавшего их русского анатома В. А. Беца.

Слой VI коры мозга — мультиформный, состоит из различных по форме клеточных элементов — треугольной формы и веретенообразных. В различных полях коры слой VI очень изменчив по количеству и качеству клеточных элементов. Особенно следует отметить так называемый колонкообразный тип расположения клеток и слоев VI и иногда VII. Переход слоев VI и VII в белое вещество мозга весьма различен в разных полях коры — он может быть или постепенным, или, наоборот, резким.

Необходимо отметить, что признаки, характеризующие то или иное поле, не остаются неизменными на всем его протяжении. Изменения зависят от конфигурации поля, от расположения его на вершине извилины или стенках борозды. Так, на свободной поверхности извилины и особенно на месте перехода в стенку борозды ширина коры, как правило, достигает в пределах одного и того же поля максимального размера, постепенно суживается на стенке борозды и становится очень узкой на дне борозды. При этом различно меняется и ширина слоев. Слой I расширяется, слой II расширяется значительно меньше, слой III слегка суживается, а слой V и VI резко суживаются. Меняется величина клеток и характер их расположения. На вершине извилины и в месте ее перехода на стенку борозды кора расширяется, клетки особенно стройны и расположены радиально, а на дне борозды они сильно уплощают. Эти особенности следует учитывать, отличать их от тех, которые имеют место при переходах структуры одного поля в соседнее поле.

Работами Института мозга доказано, что распределение полей на поверхности коры большого мозга сильно варьирует. Каждый мозг, сохраняя один и тот же принцип распределения полей, отличается от другого известным своеобразием (рис. 41).

Изменчивость заключается не только в особенности строения и расположения отдельных корковых структур, но и в своеобразии дифференцировки структуры на месте переходов между полями.

Переходные участки на границе полей, так называемые зоны переходных адаптаций, носят на себе черты тех полей, между которыми располагаются. Особенно сильно выражены явления переходных адаптаций между архитектурными полями, на границах лобной, височной и нижнетеменной областей. Весьма возможно, что эти сложно по-



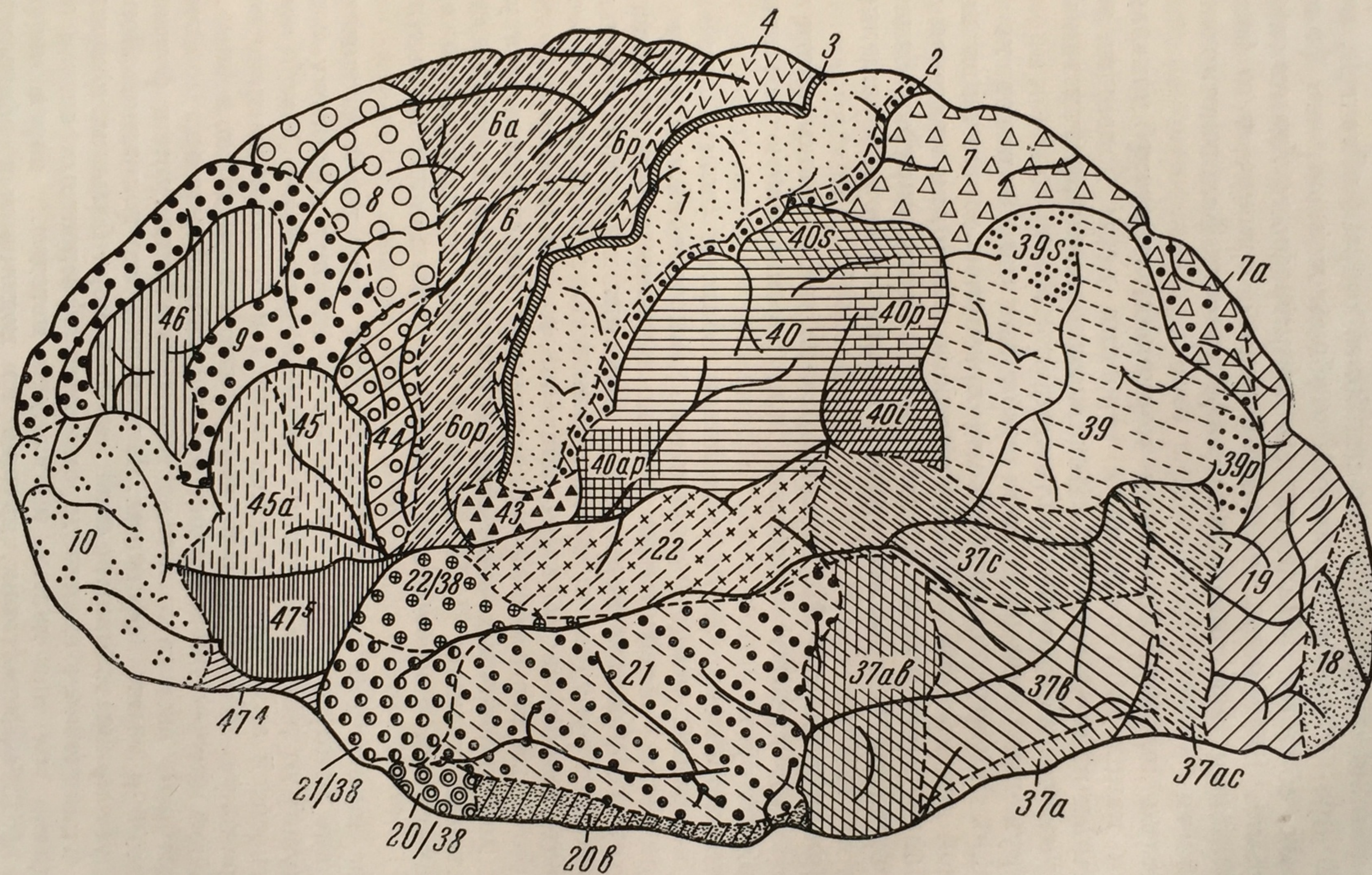


Рис. 41. Карта цитоархитектонических полей мозга человека. Наружная поверхность (Институт мозга).



строенные участки связаны с особо высокой функциональной деятельностью этих областей коры. Изучение мозга в процессе онтогенеза показало, что в первые месяцы после рождения зоны лимитрофных адаптаций почти не выражены. Чем старше ребенок, тем сложнее строение его мозга, тем более выражены переходные адаптации.

Вариабильность филогенетически более старых областей, например затылочной пре- и постцентральной, в общем меньше, чем филогенетически новых областей. Наличие зон лимитрофных адаптаций в них также меньше. Возможно, что это связано с сравнительно более простыми функциями, в которых принимают участие филогенетически более старые области.

Работами по вариабильности корковых структур доказано, что не имеется каких-либо отличий в строении коры большого мозга у лиц различных национальностей. Индивидуальные варианты так велики, что перекрывают все другие различия.

Обнаружение вариабильности корковых полей имеет не только теоретический интерес, но и большое практическое значение как для более точной диагностики заболеваний мозга, так и для мозговой хирургии. Значение вариабильности дает возможность хирургу более правильно учитывать возможное расположение очагов поражения при операциях на мозгу.

Исходя из учения И. П. Павлова о коре как о совокупности анализаторов, следует архитектурные поля рассматривать как корковые концы анализаторов.

Архитектурные поля зрительной области (поля 17, 18 и 19) являются корковым концом зрительного анализатора. Строение этих архитектурных полей весьма сложно и значительно отличается от строения других областей коры. Здесь строение характеризуется густотой клеточной структуры и мелкоклеточностью. Характерной особенностью центральной части коры зрительного анализатора (поле 17) является расщепление слоя IV на 3 подслоя: два подслоя густорасположенных мелкоклеточных элементов и между ними светлый подслой. В соответствии с учением И. П. Павлова в этих корковых концах зрительного анализатора происходит высший анализ и синтез зрительных функций.

В так называемой двигательной области коры расположены архитектурные поля, имеющие отношение к анализу и синтезу раздражений, идущих от движений мышц, суставов организма. Сюда в первую очередь относятся архитектурные поля 4 и 6, охватывающие переднюю центральную извилину и частью верхнюю и среднюю лобные.

Большой интерес представляет точка зрения Лоренто де Но (Lorente de No), который выдвинул в качестве структурных единиц формации, имеющие одни и те же афференты. В принципе это положение Лоренто де Но следует признать правильным, так как кора больших полушарий является «грандиозным анализатором» всех афферентных систем организма. Однако мы еще далеко не владеем методами, определяющими тончайшие пути афферентации, идущие из подкорковых образований. Вместе с тем нельзя думать, что кора представляет только место окончания афферентных волокон; наряду с приходящими афферентами она состоит из нервных клеток, богатых многообразными разветвлениями и связями, образующими сложную мозаику, где только на основе аффе-



рентных систем весьма трудно и зачастую невозможно определить принцип структурной формации и связей данного участка коры мозга.

С. М. Блинков предложил определять «поле» как формацию, признаки структуры которой встречаются постоянно в каждом нормальном мозгу данного вида животного.

Наряду с морфологическими признаками в определении отдельных формаций большое значение приобретают современные экспериментальные физиологические исследования, проводимые путем раздражений, и экстирпаций коры больших полушарий и подкорки. Следует указать также на электроэнцефалографию, которая дает различные картины биоэлектрических колебаний в различных областях и полях, например в лобной области, в сравнении со зрительной областью коры больших полушарий.

Область задней центральной извилины, а также верхней теменной области коры мозга является корковым концом чувствительного анализатора.

Значительным многообразием характеризуются архитектурные поля височной области коры больших полушарий, представляющие собой корковый конец слухового анализатора.

Вопрос об определении признаков архитектурных полей всегда занимал внимание исследователей. Были попытки все больше и больше дробить структурные образования, находя какие-то особенности клеточной структуры коры. Такое направление приводит к чрезмерному дроблению архитектурных показателей без достаточных обоснований.

Учитывая значение указанных выше методов определения структурных признаков отдельных полей и подполей, следует, однако, признать, что основное значение для понимания сущности этих признаков в классификационном отношении имеет изучение их в процессе видового и индивидуального развития. Признаки, появляющиеся рано в процессе эволюции, определяют основные зоны коры; признаки, появляющиеся позже, определяют области, которые занимают более подчиненное положение в классификации; поля, представляющие собой еще более дробные структурные единицы в классификации, появляются в онтогенезе в еще более поздние сроки.

Одно из первых исследований классификации формаций коры на основе изучения поздних стадий онтогенеза принадлежит Бродману, который подразделил всю кору, как уже было сказано выше, на гомогенетическую кору, проходящую в известный период развития через шестислойную стадию, и на гетерогенетическую кору, где такого расчленения не бывает.

За последние годы И. Н. Филимоновым разработана классификация корковых структур, основанная на изучении не только поздних, но и особенно ранних стадий онтогенеза и учитывающая развитие не только так называемой корковой пластинки, но и всей стенки конечного мозга. Как основные территории по этой классификации выделяются: 1) новая кора (neocortex), куда включается вся та территория, в пределах которой стенки конечного мозга уже в сравнительно ранней стадии развития имеют в наличии все основные слои Гиса (матрикс, межуточный слой, корковая пластинка, краевой слой); 2) древняя кора и 3) старая кора, которые в отличие от новой имеют в ранних стадиях развития неполноту в строении стенки конечного мозга, в известной мере удерживающуюся на всем протяжении процесса развития; 4—5) ме-



жуточная кора, всюду отделяющая новую кору от старой и древней коры и характеризующаяся переходным строением (рис. 42). В состав древней коры или палеокортекса (рис. 43) входят: *tuberculum olfacto-*

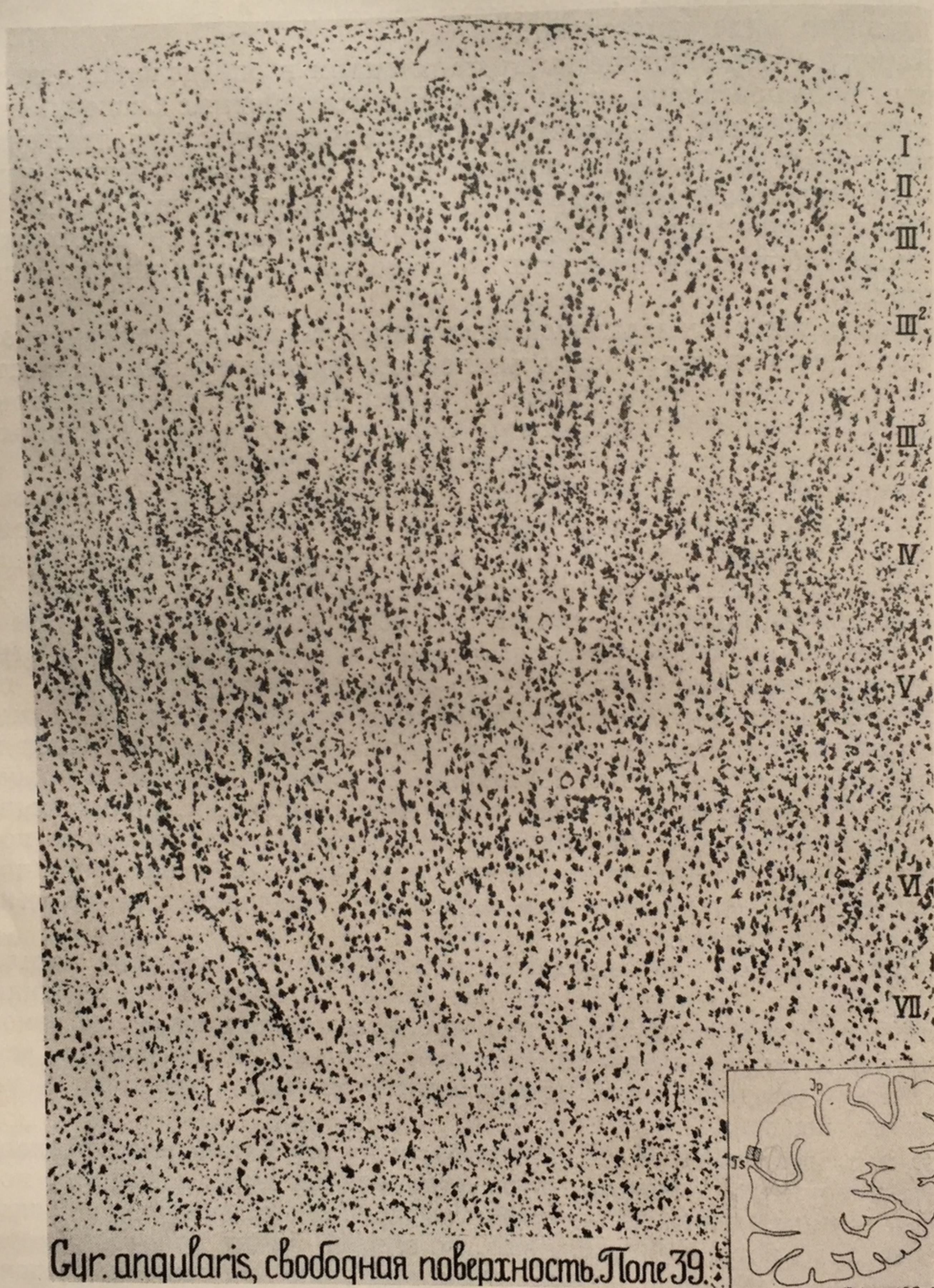


Рис. 42. Строение новой коры (neocortex) — поле 39 большого мозга человека.

rium (диагональная область), *substantia perforata anterior* и *gyrus subcallosus* Цукеркандля, *septum pellucidum*, периамигдаллярная область (*gyrus semilunaris*) и препириформная область (*gyrus olfactorius lateralis*). В состав старой коры, или архикортекса (рис. 44), входят:



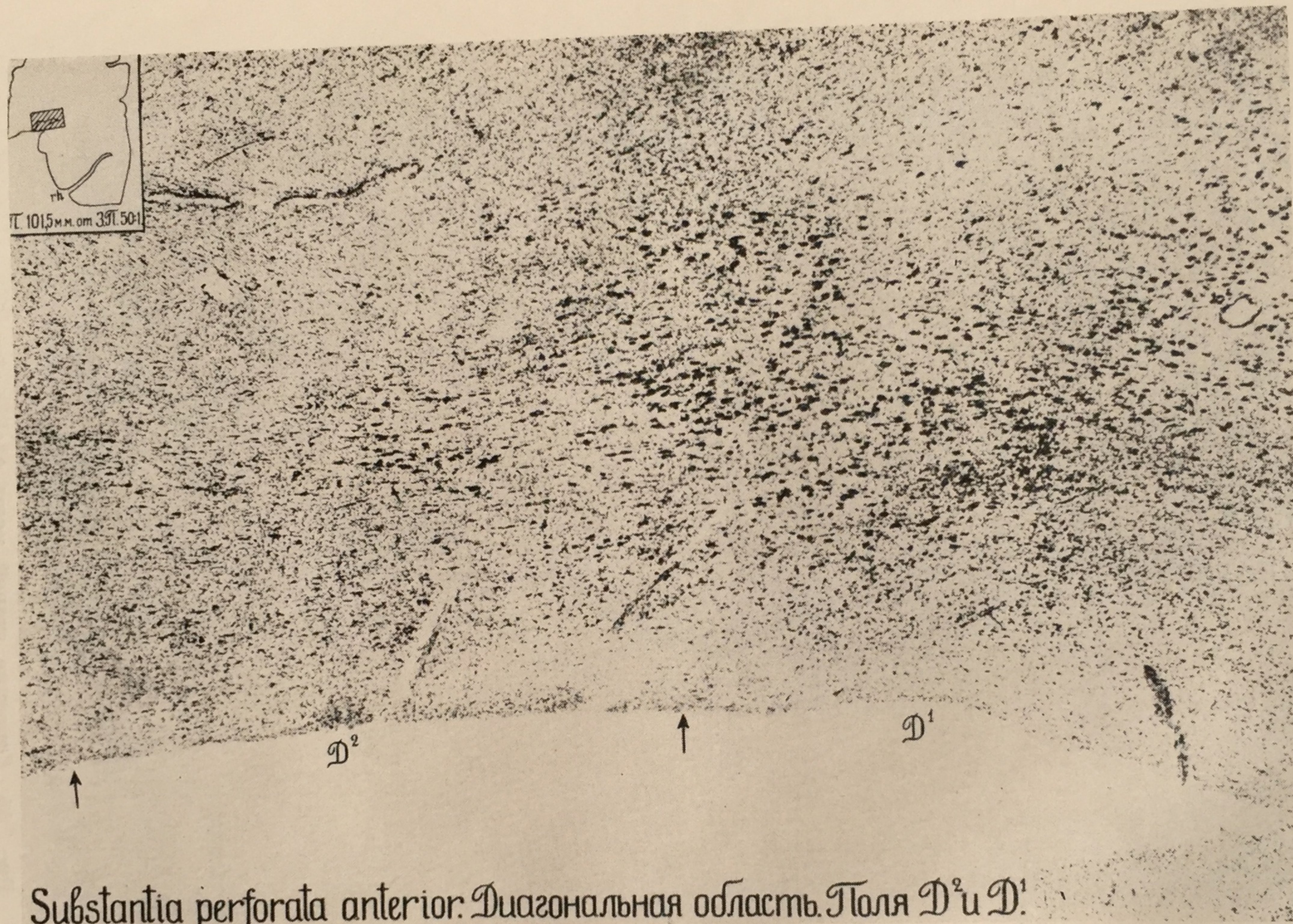


Рис. 43. Строение древней коры (paleocortex) большого мозга человека.



cornu, ammonis, subiculum, taenia recta, fascia dentata. В состав межуточной коры входят две зоны: перипалеокортикальная, отделяющая древнюю кору от новой (в нее входят переходные инсулярные



Рис. 44. Строение старой коры archicortex большого мозга человека.

формации), и периархикортикальная зона (см. рис. 43), отделяющая от новой коры старую кору; к этой зоне относятся пресубикулярная и энторинальная области.



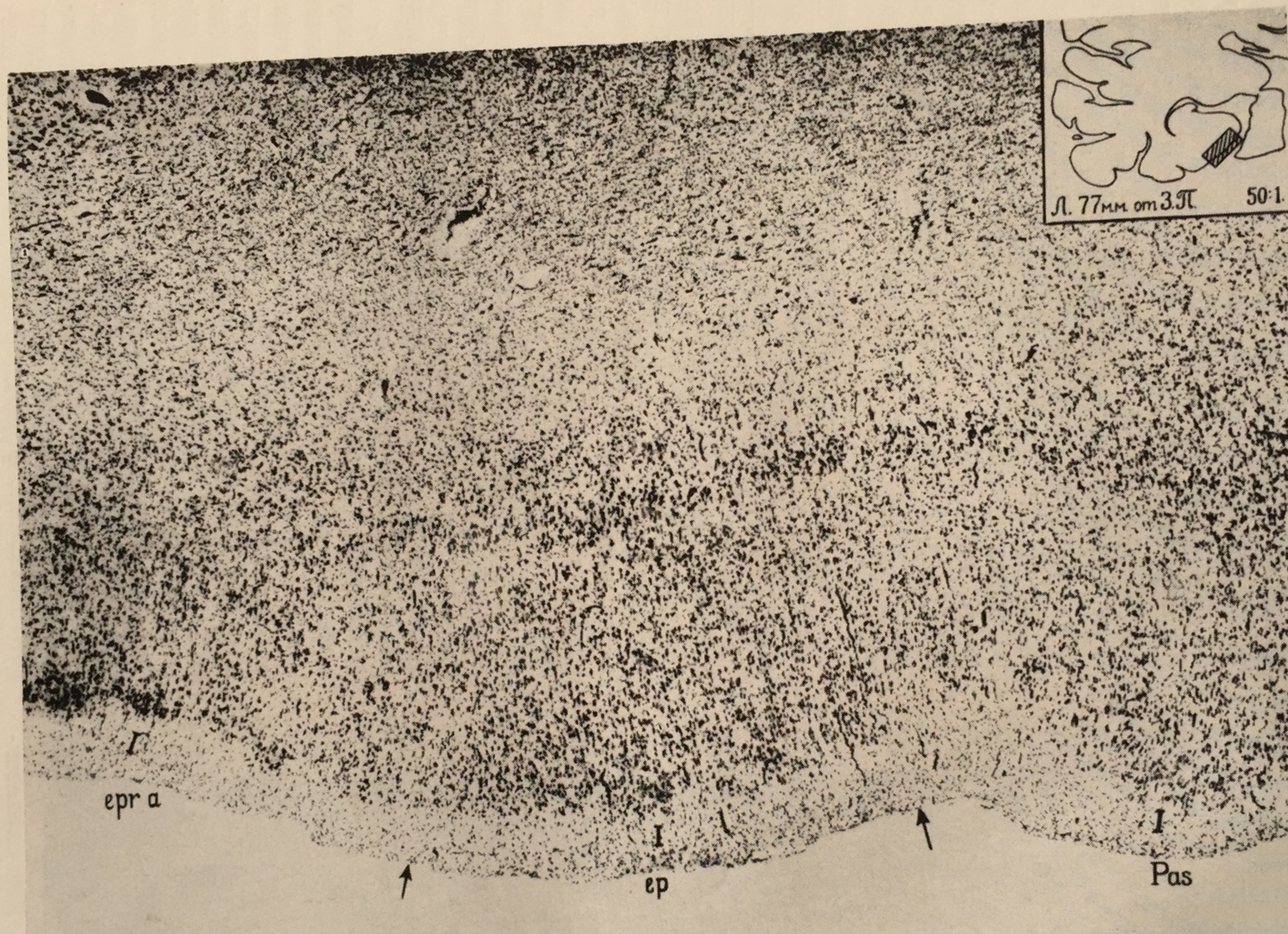


Рис. 44 а. Строение межуточной коры большого мозга человека: peripaleocortex — отделяет новую кору от древней и periarcticortex — отделяет новую кору от старой.



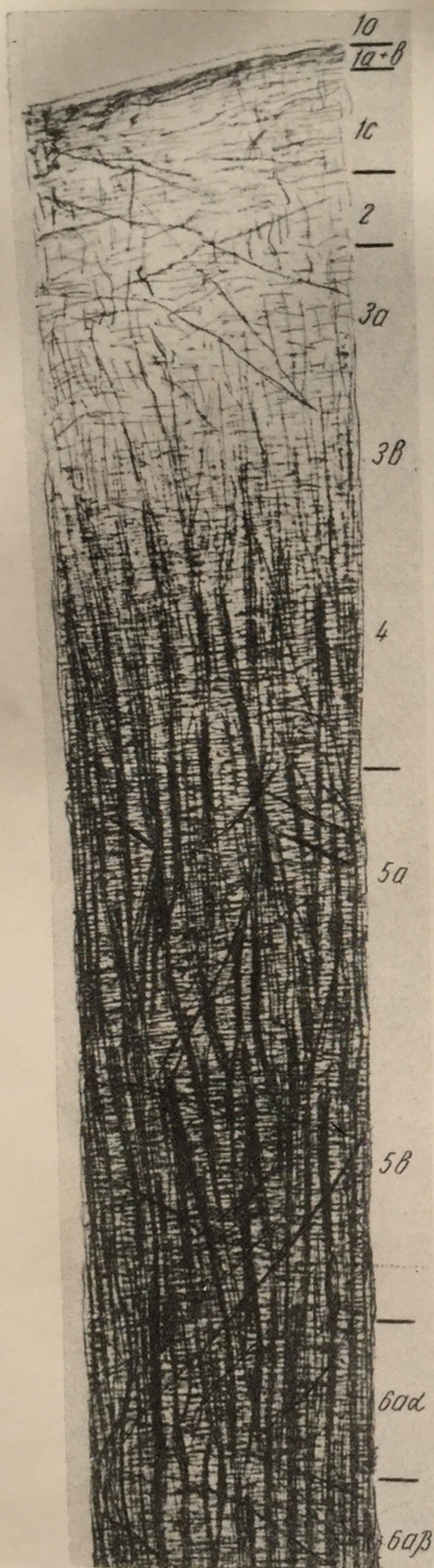


Рис. 446. Миеоархитектоника поля 4 прецентральной области.

коры большое значение имеют исследования Г. И. Полякова раннего онтогенеза корковых формаций по цитоархитектонике и по нейронному строению по методу Гольджи.

В тесной связи с вопросом о делении коры больших полушарий значительное внимание уделялось и продолжает уделяться вопросу о границах или о характере перехода одних полей в другие. Бродман полагал, что в одних областях коры структурные признаки в большей или меньшей степени смешиваются с признаками соседних полей или областей и их перекрывают, а в других областях границы полей «резки и неизменны». В областях с нерезкими границами речь идет, по его мнению, об «относительной локализации», при которой функциональная особенность не ограничивается данной областью, но в известной степени распространяется на соседние области, а в областях с резкими и неизменными границами имеет место принцип «абсолютной локализации».

С. и О. Фогт придерживаются точки зрения «резких», «линейных» границ для всех архитектурных полей, при переходе одного поля в другое всегда меняются одновременно «омниламинарно» все слои соседних полей. По вопросу о границах архитектурных полей между О. Фогтом и Экономом велась весьма оживленная дискуссия. В свое время мы писали о том, что эта дискуссия была в известной мере схоластической, так как участники дискуссии не располагали достаточно конкретным материалом, на основании которого можно было бы научно обосновать ту или иную точку зрения. Многочисленными исследованиями Института мозга по архитектонике коры мозга в филогенезе, а также на большом материале изучения мозга взрослого человека установлено многообразие переходов одних архитектурных полей в другие, были отмечены переходы и резкие, и постепенные. Высказывания Бродмана в этом отношении были правильны, однако из этих данных совершенно не вытекали принципы «абсолютной» и «относительной» локализации функций, о которых писал Бродман.

Все кортикальные формации представляют собой корреляционные центры и нет таких кортикальных формаций, которые представляли бы только проекционные или только ассоциационные центры. В разработке правильной классификации корковых структур новой



Эти исследования показали определенные закономерности в формировании клеточных элементов коры больших полушарий.

Большое значение имеет и изучение развития коры в процессе филогенеза. В. А. Бец первый изучал сравнительно-анатомически цитоархитектонику коры мозга собак, павиана и шимпанзе. Кемпбелл дал цитоархитектонические карты мозга шимпанзе, оранга, хищных, а из копытных — свиньи. Бродман разработал цитоархитектонические карты мозга представителей отряда приматов (человек, церкопитек, игрунка, полуобезьяна — лемур), хищных, грызунов, рукокрылых и насекомоядных.

Из советских авторов, уделивших внимание архитектурным особенностям в сравнительно-анатомическом ряду, следует отметить М. О. Гуревича и его сотрудников: М. О. Гуревич и Г. Х. Быховская изучили мозг собаки, М. О. Гуревич и А. А. Хачатурян — мозг кошки, М. О. Гуревич и Г. Х. Быховская — мозг грызунов — зайца, кролика, белки, морской свинки, тушканчика, мыши и крысы. В этих работах широко проводится гомология полей, с которой не всегда можно согласиться. Нельзя считать правильными, например, попытки авторов признавать у хищных поля лобной области гомологичными только полям 8 и 12 человека и т. д. И. Н. Филимонов подробно исследовал строение древней, старой и межуточной коры больших полушарий в сравнительно-анатомическом ряду. Были подробно описаны структурные образования соответствующих отделов коры у представителей 8 отрядов класса млекопитающих: сумчатых (кенгуру), насекомоядных (еж), неполнозубых (муравьед), грызунов (кролик), хищных (собака), ластоногих (тюлень), китообразных (дельфин) и приматов (игрунка, макака, шимпанзе, человек).

На основании своих наблюдений И. Н. Филимонов показал, что анализ архитектурных структур в сравнительно-анатомическом ряду подтверждает основные положения классификации, полученные ими при изучении онтогенеза человека; на сравнительно-анатомическом материале показано, что всюду без исключения имеются все те основные зоны, которые были выделены ранее на основании изучения онтогенеза человека, и что здесь, как и там, в соотношении этих зон основное значение сохраняет принцип межуточных формаций. «В силу этого принципа, — пишет И. Н. Филимонов, — новая кора (неокортекс) во всем ряду млекопитающих отделена на всем протяжении от древней и старой коры зонами межуточной коры. В силу этого же принципа во всем ряду млекопитающих и в пределах отдельных зон составляющие их области и поля подчиняются соответствующим закономерностям в отношении как своего строения, так и распределения». В онтогенезе И. Н. Филимоновым был установлен как самый примитивный тип — тип древней коры, далее следовала старая кора, затем межуточная кора и новая кора. Та же последовательность, по-видимому, сохраняется в основном и в филогенезе.

И. Н. Филимонов пишет: «Наличие у животных как с примитивной, так и со сложной организацией коры мозга одновременно и признаков, отклоняющихся от исходного типа, и признаков, характерных для него, свидетельствует о независимости эволюции различных признаков друг от друга в области строения коры большого мозга и вместе с тем о той огромной роли, которую в эволюции коры большого мозга млекопитающих играют идиоадаптации в понимании Северцова, т. е.



приспособления к строго определенным условиям среды»<sup>1</sup>. «Поскольку, — пишет далее И. Н. Филимонов, — эти условия весьма различны, различны и те органы, которые имеются в разных случаях идиоадаптаций и притом не только эктосоматические, т. е. непосредственно связанные с внешней средой, но и координированные с ними энтосоматические. Сюда относятся, разумеется, и корковые формации, которые в силу своей крайней пластичности должны особенно чутко реагировать структурными изменениями на изменения соответствующих энтосоматических органов, т. е. опосредственно на те или иные специальные изменения внешней среды, и притом реагировать изменениями дифференцированного характера, т. е. захватывающими не всю кору в целом, а только специальные ее структуры в тех или иных сочетаниях»<sup>1</sup>.

Многолетние и систематические исследования коллектива советских ученых (И. Н. Филимонов, С. А. Саркисов, Е. П. Кононова, М. О. Гуревич, Г. И. Поляков, Н. С. Преображенская, Л. А. Кукуев, И. А. Станкевич, В. М. Минаева, Н. И. Цинда и др.) позволили выявить индивидуальные особенности строения коры больших полушарий мозга человека, касающиеся не только архитектурных полей, но и находящихся между полями так называемых переходных образований коры, богатство и разнообразие которых особенно интересны. Эти исследования наряду с теоретическими представляют и практический интерес для клинициста при необходимости установления, с какими возможными вариациями путей распределения архитектурных формаций можно встретиться при разнообразных формах нарушений структуры и функций мозга.

#### **МИЕЛОАРХИТЕКТОНИКА КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ МОЗГА**

Волокнистое строение коры — миелоархитектоника — мало изучено в сравнении с цитоархитектоникой. Причина этого заключается в том, что существующие методы окраски недостаточно и не всегда выявляют тонкие структуры и распределение миелиновых волокон в коре. Редко удается получить миелоархитектонические серии препаратов, окрашенные по методу Кульчицкого - Паля, достаточно полно выявляющие все детали волокнистых особенностей коры. Именно этим и объясняется то, что сравнительно мало исследователей занималось миелоархитектоникой коры мозга. Особенно тщательно изучали волокнистое строение коры мозга С. и О. Фогт. Эти исследователи дали описание миелоархитектоники коры больших полушарий мозга (рис. 44, 45, 46).

Миелоархитектоника больших полушарий так же, как и цитоархитектоника, различна в разных областях коры. В большей части границы миелоархитектонических полей совпадают с границами цитоархитектонических. Характеристика миелоархитектонических формаций определяется густотой расположения и калибром волокон, а также местом их окончания на различных уровнях коры. Строение волокнистой структуры коры значительно сложнее, чем строение клеточной структуры (рис. 47, 48).

С. и О. Фогт установили большое количество миелоархитектонических признаков, систематизировали эти признаки и на основании их разделили кору мозга на большое число миелоархитектонических полей и областей.

<sup>1</sup> Цитоархитектоника коры большого мозга. М., 1949, стр. 99.

<sup>2</sup> Там же.



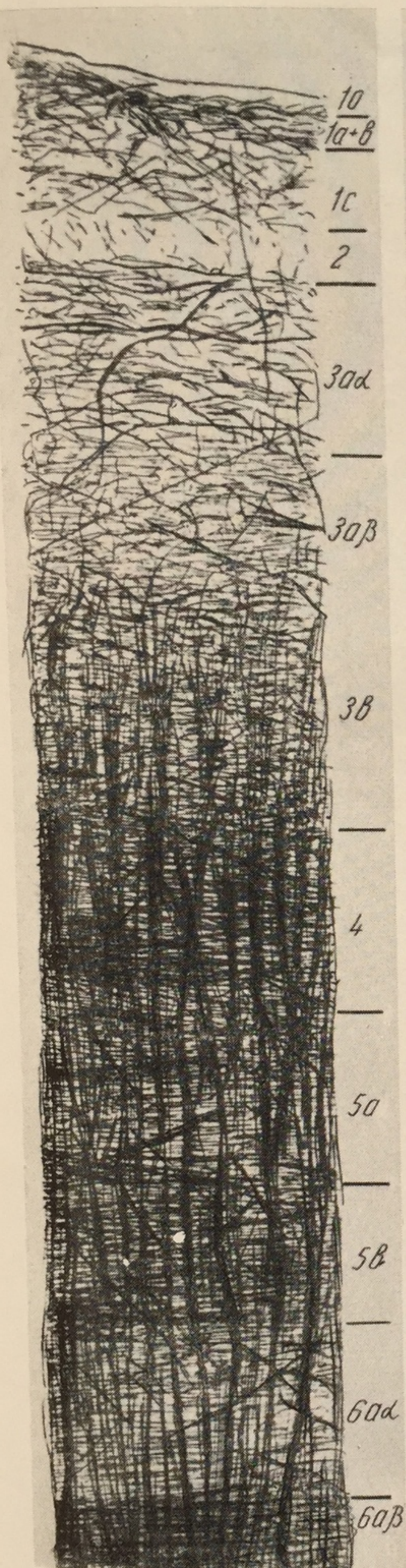


Рис. 45. Миелоархитектоника поля 3 постцентральной области.

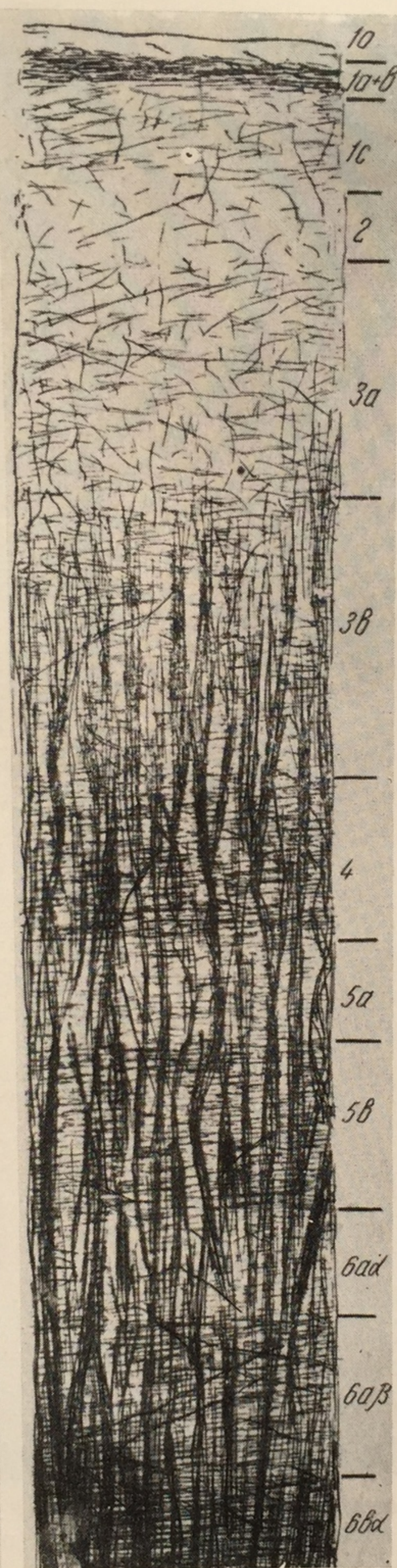


Рис. 46. Миелоархитектоника поля 17 затылочной области.

Признаком, на основании которого кору мозга можно делить на изокортекс и аллокортекс, является, по О. Фогту, распределение радиальных волокон. Миелиновые волокна, по его данным, проходят в коре в основном в двух взаимоперпендикулярных направлениях, вертикальном или радиальном и поперечном. Для изокортекса характерны эурадиальные волокна (*typus auradiatus*). Изокортекс соответствует в общем гомогенетической коре Бродмана. К изокортексу же Фогт относит и инфрарадиальную кору. Эурадиальный тип характеризуется окончанием радиальных волокон примерно на границе между подслоями 3<sup>3</sup> и 3<sup>2</sup>, инфрарадиальный тип — окончанием их уже на границе между подслоями 5a и 5b.

Аллокортекс коры, по О. Фогту, соответствует в общем гетерогенетической коре Бродмана и, таким образом, включает в себя и древнюю, и старую, и межзачаточную области (по И. Н. Филимонову), характеризуется так называемым супрадиальным типом; радиальные волокна достигают слоя 2.

Значение работ С. и О. Фогт заключается в том, что они установили ряд миелоархитектонических признаков, позволивших им выделить миелоархитектонические особенности отдельных областей и полей.



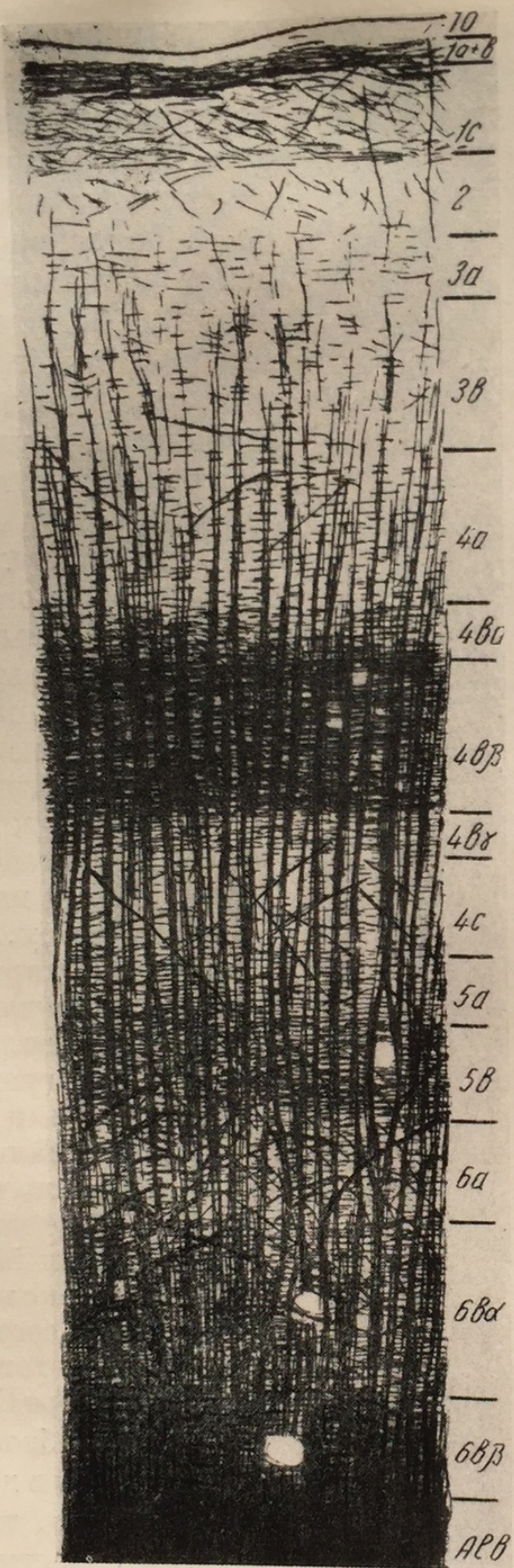


Рис. 47. Миелоархитектура поля 22 височной области.

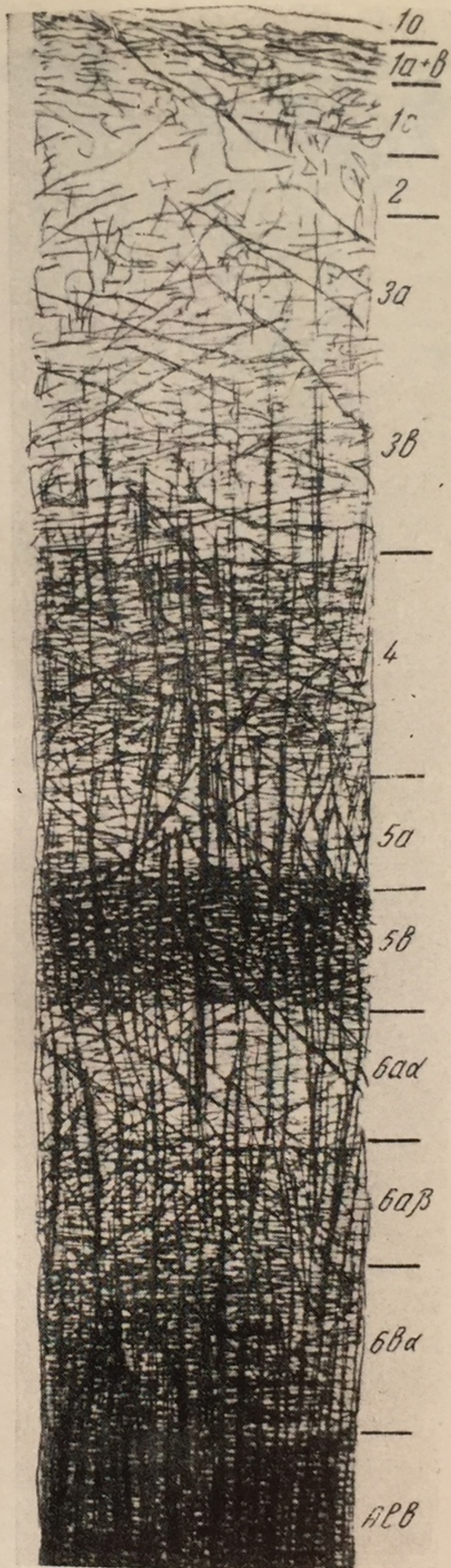


Рис. 48. Миелоархитектура поля 42 височной области.

К сожалению, пока изучены еще не все области коры. В соответствии с павловскими представлениями об анализаторах цито- и миелоархитектонических полей коры следует рассматривать как корковые концы анализаторов. Мы еще недостаточно изучили системы анализаторов от периферии до коркового конца и особенно взаимосвязи цито- и миелоархитектонического строения.

КРОВОСНАБЛЕНИЕ  
МОЗГА

ного мозга изучены  
ших артериальных  
и некоторую часть  
система и ее ка

Изучение  
проводится специа-  
льными вещества-  
ми артерий  
Артериографиче-  
ских животных и че-  
М. Д. Гальперин  
сонную артерию  
давлением. С м  
рентгеновский  
является конт

Особенно  
(Pfeiffer), ко-  
Животное пос-  
сосудов Пфей-  
посмертного с  
на трупе или

За посл  
стой системы  
который мож  
дований в но  
кровообраще  
применять м  
темы головн  
Мозгов  
жают мозгов



## КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Магистральные артериальные сосуды спинного и головного мозга изучены хорошо. Недостаточно изучены особенности тончайших артериальных образований, снабжающих кору больших полушарий и некоторую часть ближайшей подкорки. Еще слабее изучены венозная система и ее капилляры.

Изучение кровеносных сосудов коры и подкорки головного мозга проводится специальными методами: 1) инъекция сосудов мозга красящими веществами; 2) ангиографическое изображение сосудов, извлечение артерий и приготовление сосудистых препаратов, коррозий и др. Ангиографическим методом исследовали сосудистую систему мозга животных и человека Мониц (Moniz), М. Б. Копылов, Л. Я. Пинес, М. Д. Гальперин и др. Для этой цели предварительно вводили в общую сонную артерию 8—12% раствор контрастного вещества под достаточным давлением. С момента введения раствора в вену каждые 2 секунды делали рентгеновский снимок. На серии рентгенограмм последовательно выявляется контрастное изображение сосудов головного мозга (рис. 49, 50).

Особенно известны ангиоархитектонические исследования Пфейффера (Pfeiffer), который производил инъекцию сосудов под наркозом. Животное после инъекции жило некоторое время. У человека инъекцию сосудов Пфейффер и др. делали вскоре после смерти, до наступления посмертного окоченения. Иногда инъекции сосудов мозга производятся на трупе или на вынутых из черепа мозгах.

За последние годы в практику изучения периферической сосудистой системы входит метод микрорентгенографии или микрорадиографии, который может быть использован не только для морфологических исследований в норме и патологии, но и для разрешения вопросов физиологии кровообращения. Мешан (Meschan, 1955) считает целесообразным применять метод микрорентгенографии для изучения сосудистой системы головного мозга.

Мозговые артерии своими многочисленными разветвлениями снабжают мозговые оболочки, кору, подкорковые образования, ствол мозга



и спинной мозг. Рядом авторов получены ценные сведения о строении сосудов, питающих различные отделы головного мозга животных и человека: спинной мозг (М. И. Левантовский, 1950; Б. Л. Смирнов, 1953; В. Ю. Первушин, 1957, и др.), продолговатый мозг (М. П. Привес, 1946; С. М. Огнева, 1950; В. Г. Петрова-Мурафа, 1957, и др.), варолиев

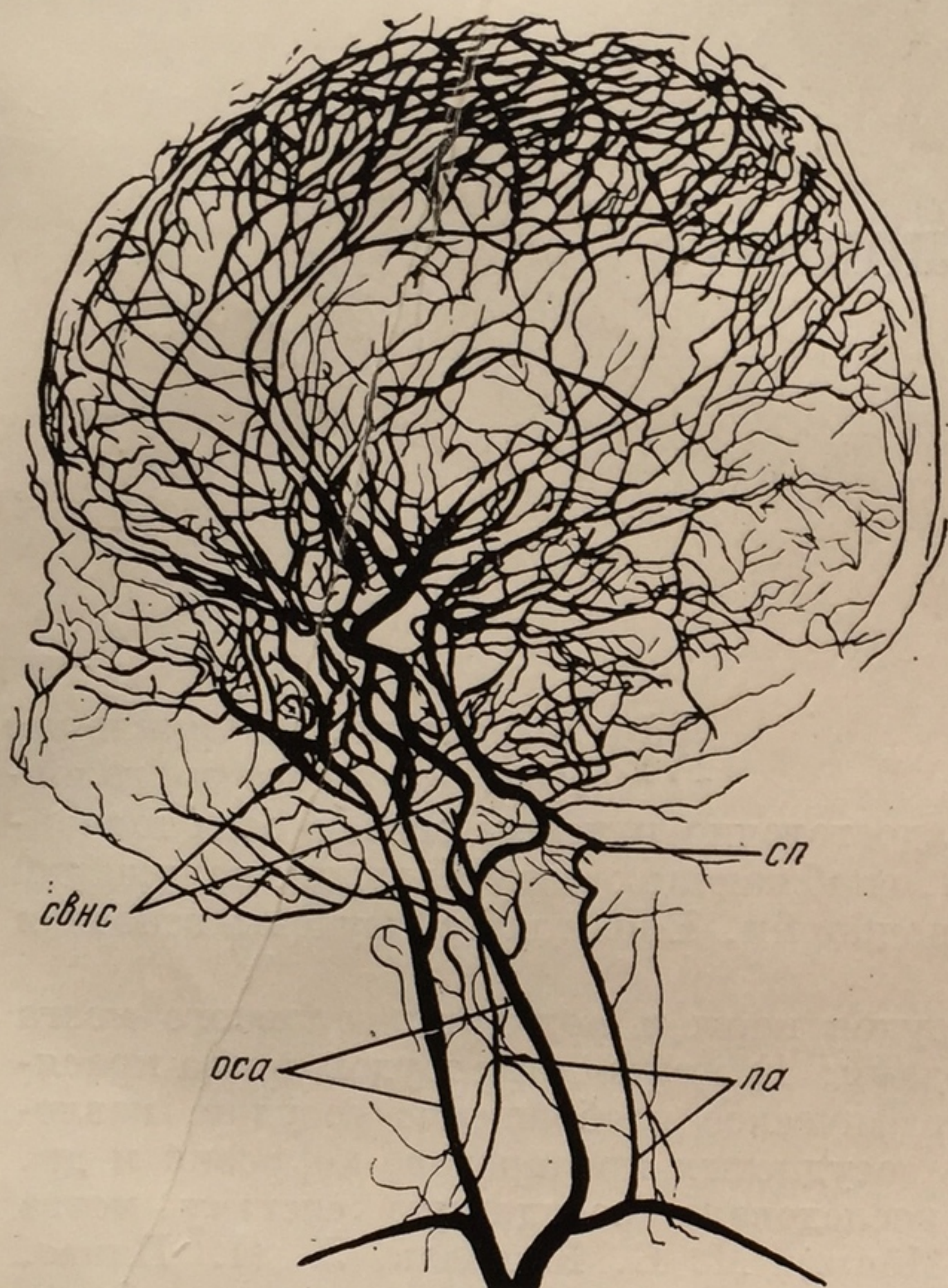


Рис. 49. Рентгенограмма черепа новорожденного ребенка. Видны сифоны внутренней сонной и позвоночной артерий (по Аронович).

свнс — сифоны внутренней сонной артерии; сп — сифон позвоночной артерии; оса — общая сонная артерия; па — позвоночная артерия.

мост (А. В. Дроздова, 1948; С. М. Огнева, 1950; И. И. Новиков, 1957), средний мозг (З. М. Кисель-Рябцева, 1948; Н. Н. Метальникова и И. Ф. Крупачев, 1957; Е. А. Добровольская-Зайцева, 1957), мозжечок (А. В. Дроздова, 1948; В. Г. Владимирова, 1957; Ю. В. Гренадеров, 1957, и др.), межоточный мозг и подкорковые узлы (Р. А. Бардина, 1946; Н. Н. Метальникова, 1950, 1957; Л. В. Славочинская, 1953; В. П. Кукушкина, 1956; С. Ю. Фидрус, 1957; Т. Н. Ниловская, 1957; В. Г. Петрова-Мурафа, 1957; Е. Н. Шерстникова, 1961, и др.), конечный мозг (Б. К. Гиндце, 1946—1948; Н. И. Зотова, 1948; И. В. Измайлова, 1948; Р. З. Лихт, 1956; В. Г. Петрова-Мурафа, 1957, 1958; Н. С. Сысак, 1957; А. Н. Максименков, 1958; Н. С. Волжина, 1958; Д. Б. Беков, 1956, 1959; Е. В. Капустина, 1960, и др.).

Среди работ последних

лет, посвященных исследованию морфологии сосудов мозга, выделяются своей фундаментальностью работы М. П. Привеса (1948, 1955), Б. К. Гиндце (1946—1948), Б. Н. Клосовского (1949—1961), Б. В. Огнева (1950—1957), Б. А. Долго-Сабурова (1953—1957) и их сотрудников (рис. 51, 52, 53). Развитие исследования по кровоснабжению мозга можно разделить на несколько этапов. Первый этап — описание артерий отдельных областей коры мозга, подкорковых ядер и ствола мозга. Особенно долгое время среди ученых шли споры о характере конечных разветвлений артерий мозга. Концепция немецкого ученого Конгейма (Conheim) о существовании в головном мозгу конечных артерий сменилась противоположным мнением о наличии в мозгу непрерывной артериальной сети, которая образована многочисленными анастомозами. Такую точку зрения отстаивали Пфейффер, В. П. Курковский и др.

Рис. 50. Сна

1 — артерии м  
кору; 3 — ср  
дли

Рис. 51. Схема  
на поверхности  
и зад  
1 — орбитар  
орбитар  
зад



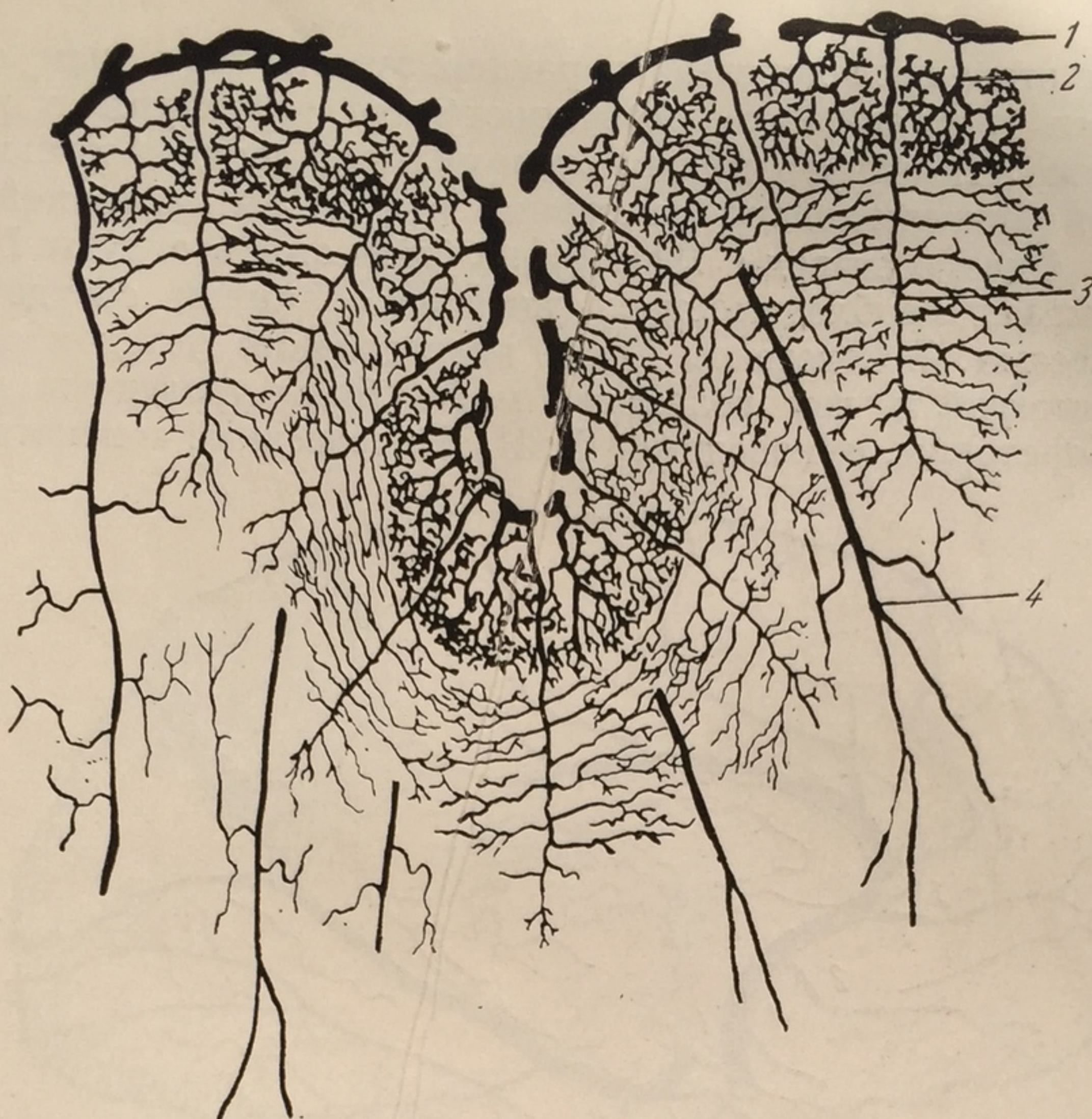


Рис. 50. Снабжение коры и белого вещества артериальной кровью (по Шарпи).

1 — артерии мягкой мозговой оболочки; 2 — артерии, снабжающие кору; 3 — средние артерии, снабжающие белое вещество; 4 — длинные артерии, снабжающие белое вещество.

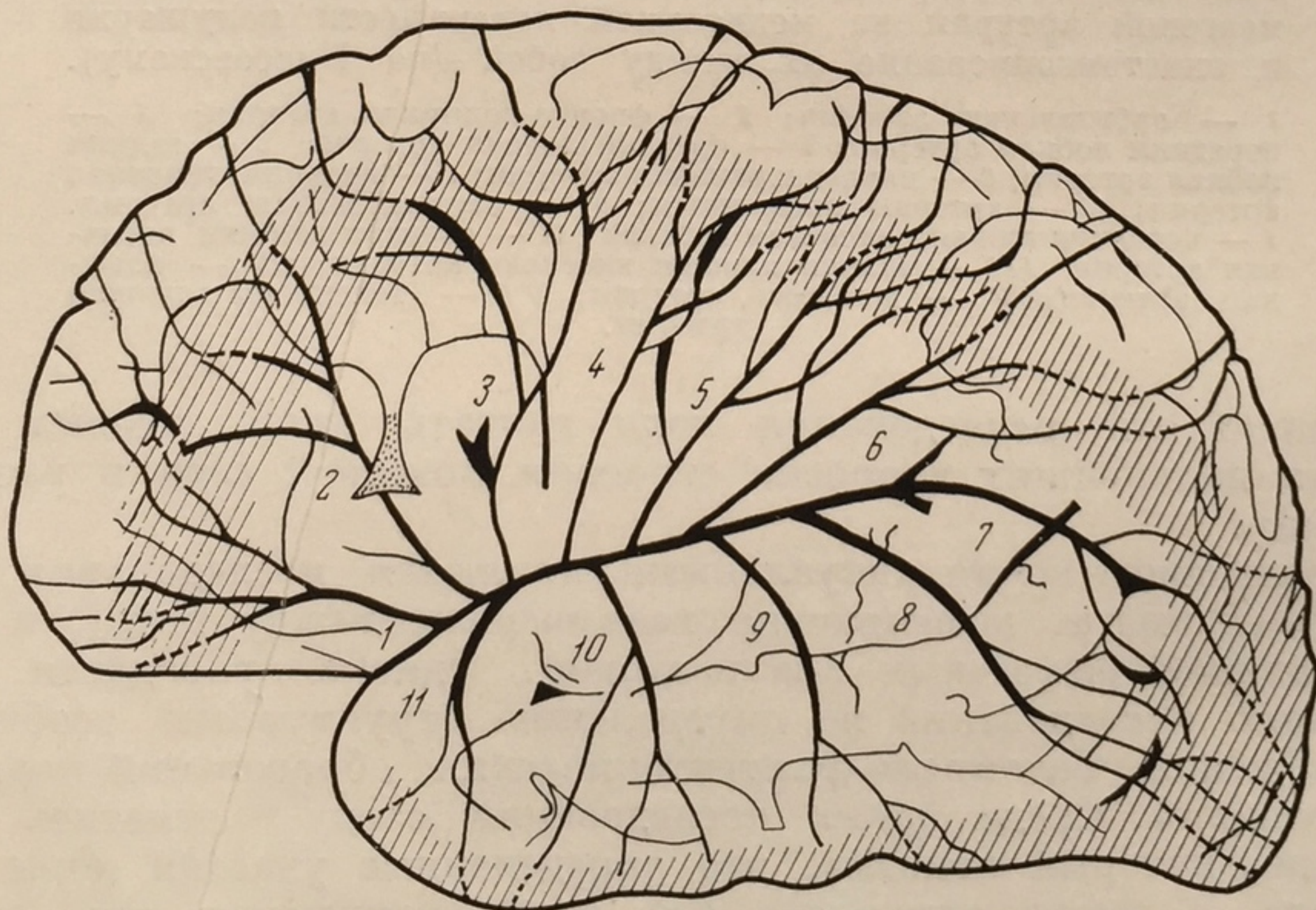


Рис. 51. Схема распределения ветвей средней мозговой артерии на поверхности мозга и анастомозирование их с ветвями передней и задней мозговых артерий (по Кюсовскому).

1 — орбитальная ветвь орбито-фронтальной артерии; 2 — фронтальная ветвь орбито-фронтальной артерии; 3 — прецентральная артерия; 4 — артерия роландовой борозды; 5 — постцентральная артерия; 6 — нижняя теменная артерия; 7 — артерия угловой извилины; 8 — задняя височная артерия; 9 — средняя височная артерия; 10 — передняя височная артерия; 11 — артерия височного полюса.



Второй этап исследований характеризуется изучением сосудисто-мозговой сети и выяснением особенностей ее структуры в различных областях мозга. Пфейффер при помощи наливки сосудов тушью пытался разграничить функционально различные отделы артериальной и венозной систем. Однако выводы Пфейффера были опровергнуты Шаррером, который доказал необходимость раздельной наливки сосудов неоднородными массами. В Советском Союзе исследования методом раздельной инъекции артерий и вен головного мозга были проведены в 40—50-х годах в лаборатории, руководимой Б. Н. Клосовским, и некоторых дру-

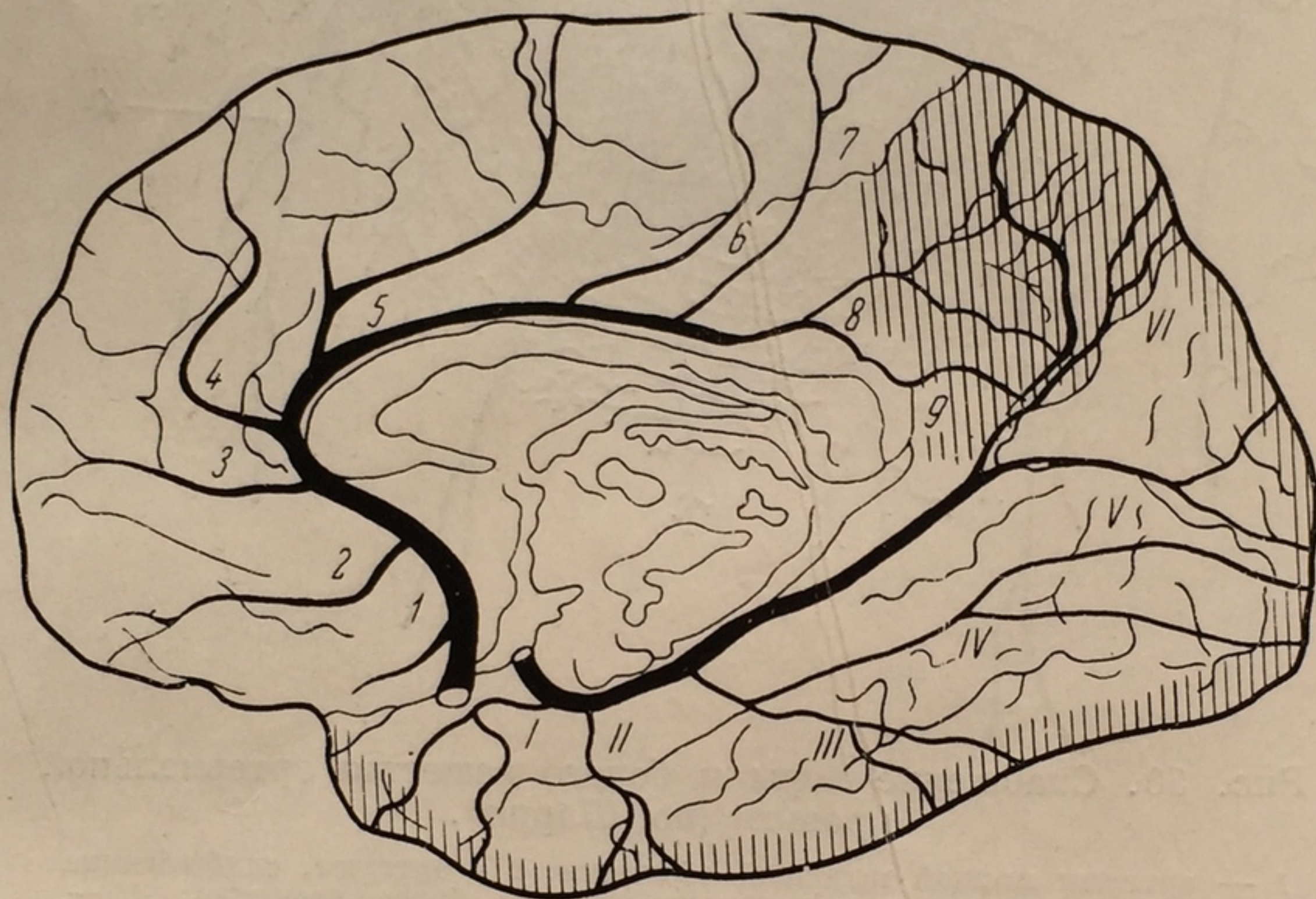


Рис. 52. Схема распределения ветвей передней и задней мозговой артерий на медиальной поверхности полушария и анастомозирование их между собой (по Клосовскому).

1 — орбитальная артерия; 2 — фронто-полярная артерия; 3 — передняя лобная артерия; 4 — средняя лобная артерия; 5 — задняя лобная артерия; 6 — парацентральная артерия; 7 — верхняя теменная артерия; 8 — артерия предклинья; 9 — перикаллезная артерия. I — передняя нижняя височная артерия; II — средняя нижняя височная артерия; III — задняя нижняя височная артерия; IV — язычная артерия; V — шпорная артерия; VI — теменно-затылочная артерия.

гих. Однако эти исследования надо считать лишь первым этапом выяснения дальнейших вопросов строения мозговой сети в различных ее участках.

В настоящее время актуальными являются исследования по кровоснабжению мозга, выясняющие взаимосвязи между цито- и ангиоархитектоникой различных анализаторов. Однако проводится сравнительно мало исследований по определению структурных особенностей кровоснабжения цитомиелоархитектонических образований коры больших полушарий. Среди таких исследований следует отметить работы Пфейффера, который показал, что определенные участки коры головного мозга, а также отдельные его слои отличаются друг от друга особенностями строения капиллярной сети, отходящих от нее ветвей и их разветвлений. Существуют ангиоархитектонические особенности отдельных полей и областей, иногда имеющие четкие границы (рис. 54, 55, 56).



Пфейффер подробно изучил ангиоархитектоническое строение сводообразной извилины и мозолистого тела полей *cunei* и *praecune*, покрывающих противоположные стенки *sulci parieto-occipitalis* и др. (рис. 57, 58). При описании ангиоархитектоники полей 17 и 18 Пфейффер выделяет 6 слоев сосудистых образований соответственно цито- и миелоархитектонической картине. Е. Х. Крейджи (Craigie), применяя к структуре коры количественный метод, измерение длины капилляров, показал, что серое вещество головного мозга богаче сосудами, чем белое. Он изучал также количественное распределение сосудов в каждом слое коры мозга у грызунов и установил, что слой IV наиболее снабжен сосудами, слои III и V несколько меньше, тогда как слои I и VI бедны капиллярами. Он также показал, что лобная, височная, теменная и затылочная области более богаты сосудами, чем другие области и особенно аллокортекс. Количественное изучение капилляров во всех областях коры большого мозга дало в среднем их длину 1000 мм на 1 мм<sup>3</sup> нервной ткани. У человека в сером веществе средняя длина капилляров равна 1000 мм, а в белом 300 мм на 1 мм<sup>3</sup>. Все эти исследования позволяют сделать заключение, что серое вещество более богато сосудами, чем белое, и что густота капиллярной сети коррелирует с количеством нервных клеток, т. е. с густотой клеточных и глиальных элементов, а также с количеством и многообразием дендритных и аксонных разветвлений. Эти данные указывают на наличие особенностей обмена веществ в тончайших структурных образованиях коры и подкорки и на различные функциональные особенности отдельных архитектурных образований мозга.

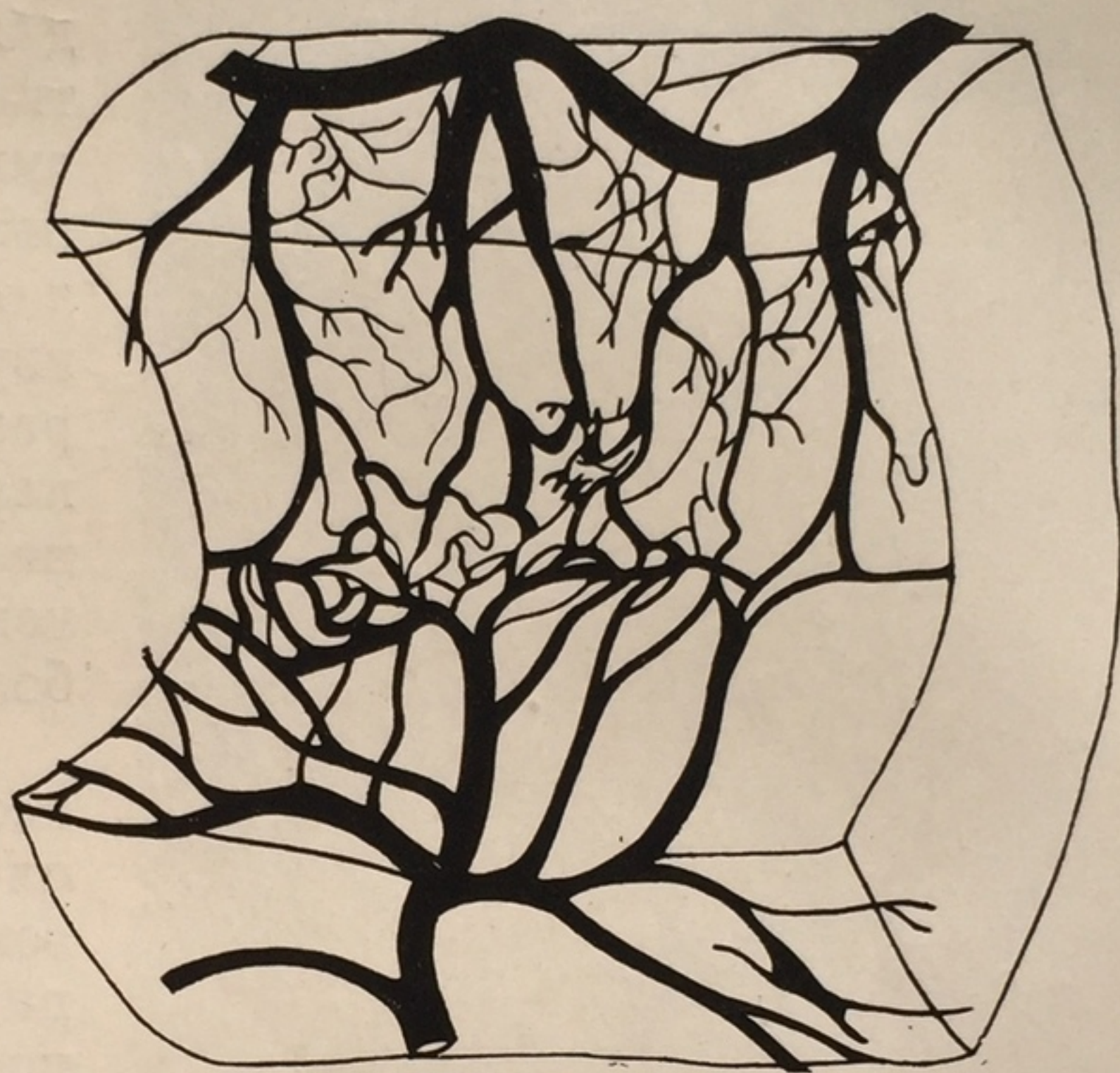


Рис. 53. Распределение крупных артериальных сосудов на поверхности и в глубине извилины (по Кюсовскому). Рисунок сделан с препарата, налитого тушью. Отмечено расположение только крупных сосудов, их ветвей и анастомозов между ними.

Анатомические исследования по кровоснабжению зрительного анализатора, начиная от периферии до коры головного мозга, проведенные Франсуа и Нитенс (Francois и Nitence) в 1954 г., не позволили установить особенности зависимости между цито- и ангиоархитектоникой. Такие исследования были проведены в 1955 г. А. В. Кузьминой-Преградовой (рис. 59—61), а в 1957 г. — И. В. Измайловой, которая установила, что структура мозговой сети различна в зависимости от отделов коры головного мозга. Однако все проведенные исследования не позволяют сделать заключения о структуре венозного и артериального отделов кровеносной системы мозга. Вопрос о соотношении ангиоархитектонических и цитоархитектонических полей до настоящего времени остается проблемой, требующей дальнейшей разработки, что является



необходимым для перспективного развития науки о мозге и особенно для диагностики и лечения расстройств мозгового кровообращения.

Среди оригинальных перспективных методов изучения системы сосудов мозга нужно отметить метод, предложенный Б. К. Гиндце, который заключается в извлечении сосудов из мозга и приготовлении из них препаратов. Извлеченные таким методом сосуды мозга пригодны для сравнения артериальных систем, полученных из различных мозгов, для выявления вариации общей картины сосудистой системы мозга, начиная от виллизиева круга и главных ветвей до мельчайших окончаний. Однако и этим методом нельзя изучить распределение сосудов в различных областях, полях и слоях коры больших полушарий, т. е. он не может быть использован для изучения ангиоархитектоники коры большого мозга (рис. 62—65).

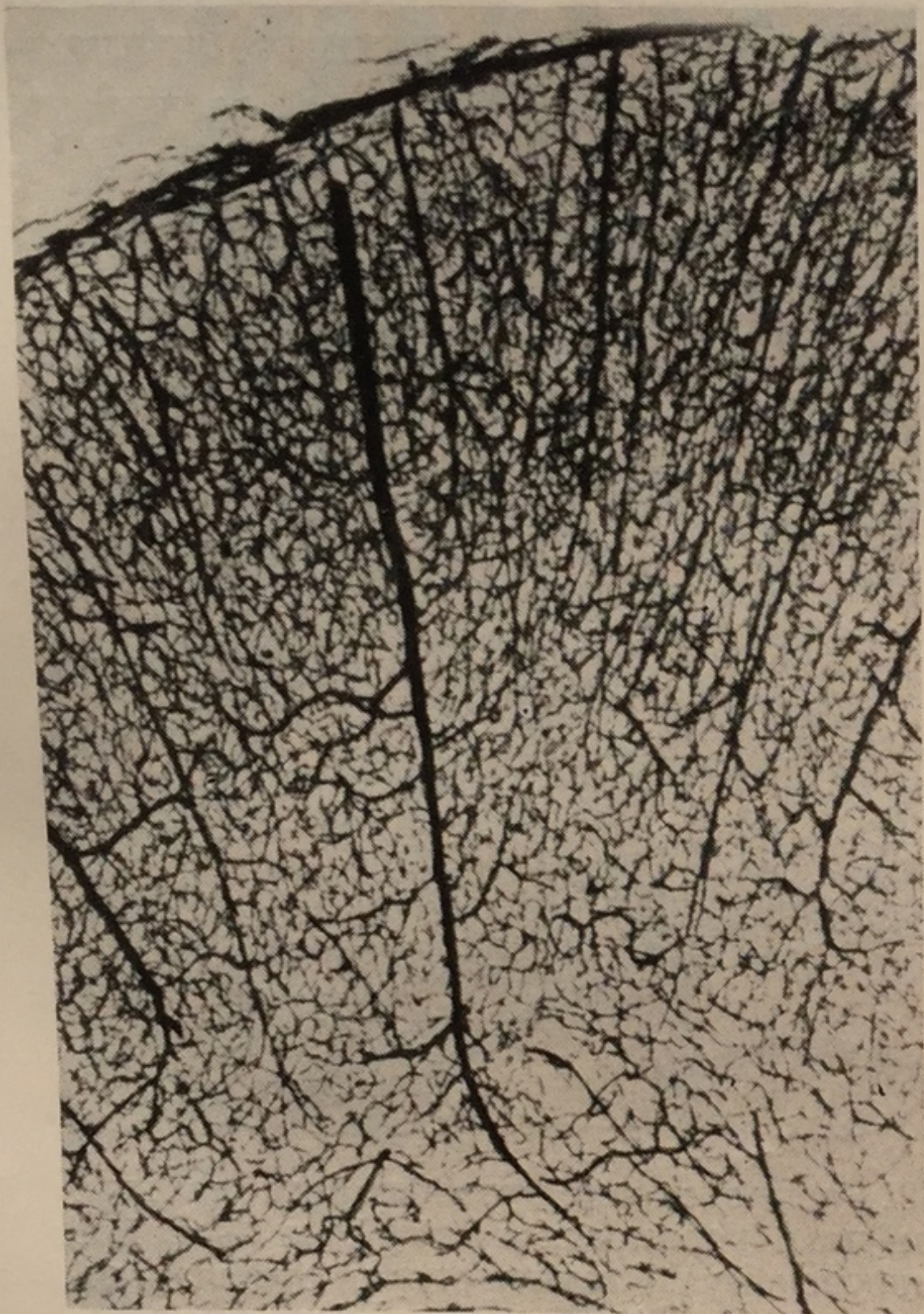


Рис. 54. Ангиоархитектоника коры мозга. Типичное расположение артерии, переходящей из белого вещества в серое вещество коры (по Пфейфферу). Увеличение 411.

Для разрешения этой проблемы необходима новая методика и комплексный метод исследования. Несомненно, что разграничение функционально различных отделов сосудистой сети мозга требует гистохимических и биохимических исследований.

Существуют разноречивые взгляды на структуру капилляров мозга. Е. К. Сепп считал характерной особенностью строения капилляров в мозгу наличие в них эластической оболочки, чем, по его мнению, объясняются неизменяемость про-

света капилляров и их непроницаемость. В противоположность этому взгляду П. Е. Снесарев считал, что в капиллярах мозга нет эластической оболочки и их оболочка образована либо только одним эпителием, либо эндотелием — «сеточной» или так называемой аргирофильной мембраной.

Изучение в эволюционном аспекте сосудистой системы мозга показывает, что последняя имеет отличия у человека по сравнению с животными. Вместе с тем у людей описаны самые разнообразные индивидуальные вариации в распределении и разделении сосудов головного мозга, в частности в длине, ширине и богатстве разветвлений, в форме распределения ветвей и т. д., что обобщено в капитальном труде Б. Н. Клосовского.

Б. Н. Клосовский и сотрудники (Е. Н. Космарская и Е. Г. Балашова, 1951; Е. В. Капустина, 1960; Н. Г. Поленова, 1960; Б. Н. Клосовский и Е. Н. Космарская, 1961, и др.) на основании изучения особенностей строения сосудистой системы различных отделов мозга обнаружили, что в филогенезе и онтогенезе имеет место процесс преобразования сосудистой



системы из более примитивных артерио-венозных единиц в непрерывную сосудисто-капиллярную сеть, которая представляет собой высший этап развития сосудистой системы мозга и обеспечивает более совершенный обмен веществ в нервной клетке.

В исследовании сосудов мозга важным является вопрос о взаимоотношении нервных клеток и капилляров. Е. Г. Балашова (1960) показала, что связь между нервными клетками и капиллярами не ограничивается только количественными отношениями капилляров вокруг нервных

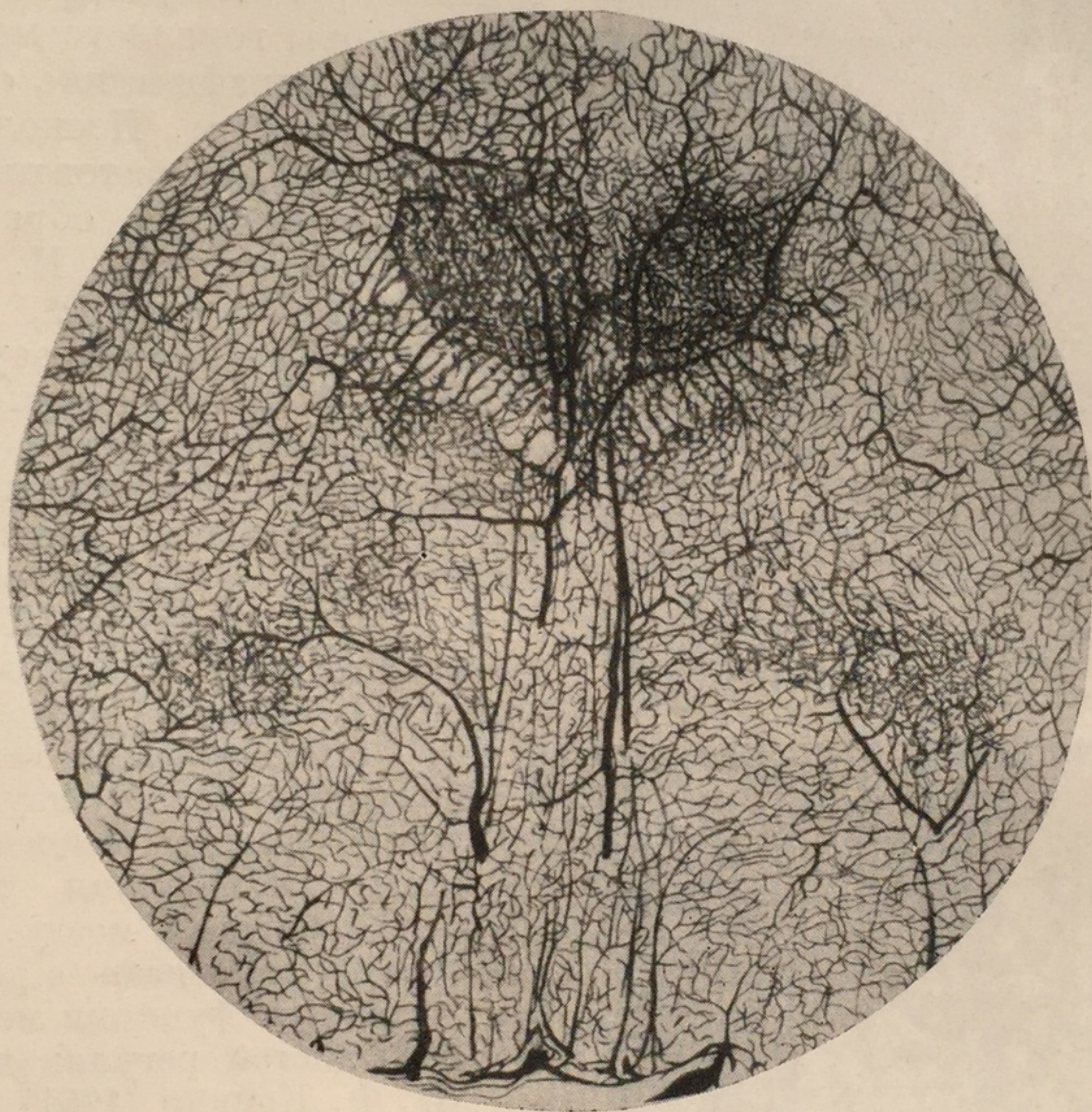


Рис. 55. Мозг кошки. Ангиоархитектоника (по Пфейфферу).  
Ядро глазодвигательного нерва. Ножка мозга.  
Увеличение 22,7.

клеток, близостью их к клетке и протяженностью соприкосновения. Большое значение имеет также характер распределения артериальных и венозных капилляров, окружающих клетку. В частности, известно, что у крупной пирамидной клетки коры головного мозга артериальный капилляр идет от ее основания до вершечного отростка, а венозный — располагается у основания клетки (Б. Н. Клосовский, 1951). Такое распределение капилляров обусловлено тем, что в одних участках пирамидная клетка преимущественно отдает питательные вещества, а в других — получает.

У животных и человека обнаружено большое разнообразие кровоснабжения нервных клеток спинного мозга и различных ядер ствола мозга, а также крупных и мелких клеток одного и того же ядра (Е. Г. Балашова, 1958, 1959; Б. Н. Клосовский, Е. Н. Космарская,



Е. Г. Балашова, 1961; В. М. Балашов, 1957; Е. Ф. Воронкина, 1958; Н. Г. Поленова, 1959, 1960, и др.).

По изменению соотношений нервных клеток и капилляров, имеющих место в норме, можно судить о характере патологических процессов, протекающих в нервных клетках.

А. С. Гусев (1958) показал, что боковые придатки дендритов нервных клеток коры головного мозга имеют тесные топографические связи с сосудистым руслом. Поскольку боковые придатки дендритов принято считать рецепторными образованиями (С. А. Саркисов и Г. И. Поляков, 1949), автор допускает, что места контактов «шипики» с сосудами есть области нейротканевых синапсов, где осуществляется рецепция с сосудистого русла. Дендритовальные синапсы обнаружены также в стволе головного мозга и в спинном мозгу Б. А. Долго-Сабуриным (1953—1957) у животных, Н. Н. Златицкой (1960) у человека в виде дендритических ламелл, охватывающих капилляры. В. М. Годин (1960), изучая аксовазальные синапсы головного мозга рептилий, обнаружил различное их распределение в мозгу. По мнению автора, это связано с разнообразием формы и функции механизмов нейрососудистой регуляции.

И. Ф. Конкин (1961) показал, что аксовазальные синапсы спинного мозга в онтогенезе человека появляются и количественно нарастают одновременно с аксосоматическими и аксодендритическими синапсами и тождественны им по форме.

Кровообращение в головном мозгу характеризуется специфическими особенностями, обусловленными структурной и функциональной организацией этого органа. Своеобразное строение различных областей мозга, коры и подкорки, их взаимосвязи, тончайшие архитектурные структуры коры больших полушарий в различных слоях, а также нейронные образования и межнейронные свя-

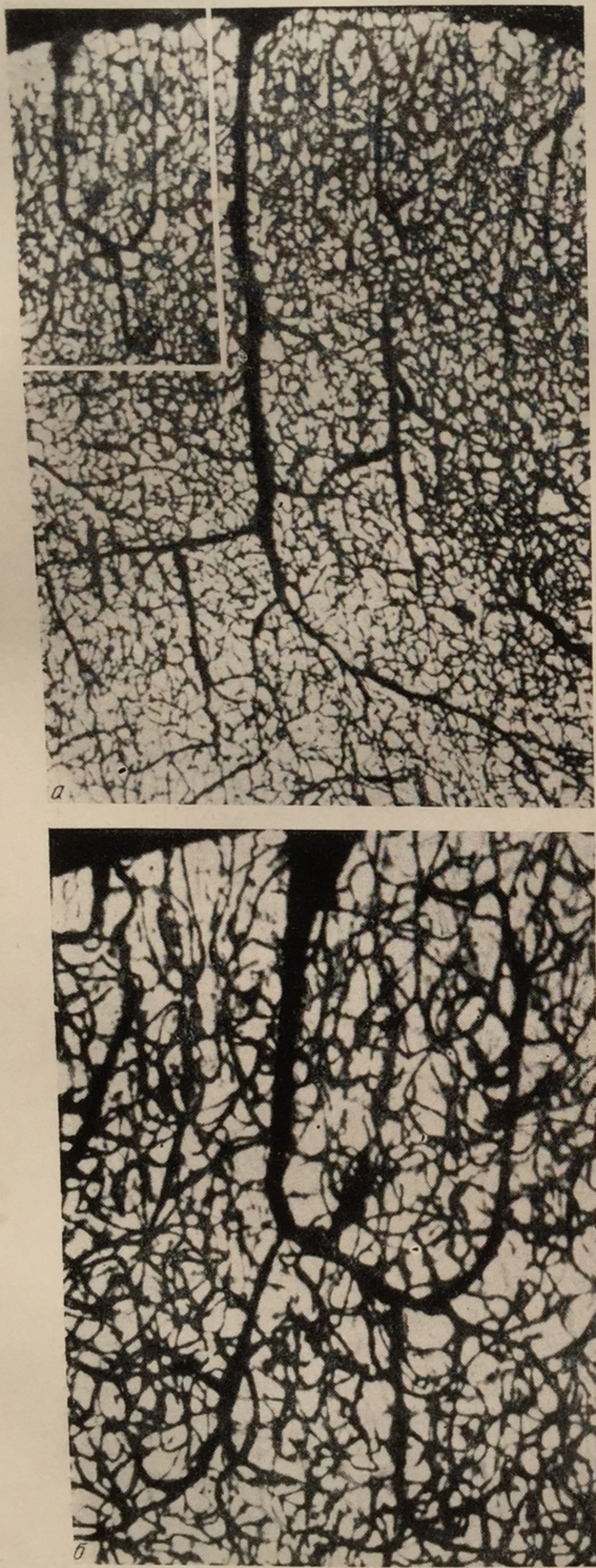


Рис. 56. Фронтальный срез нижней фронтальной извилины.

а — по Пфейферу. Увеличение 41,6; б — тот же препарат (деталь). Увеличение 101,8.



зи обуславливают своеобразие сложных механизмов кровообращения. Следует согласиться с Б. Н. Кловским, указывающим, что «...сложность всей проблемы изучения циркуляции крови в мозгу в целом заключается в том, что ее нельзя решить только рассмотрением вопросов структуры сосудистой системы мозга и перемещения крови по сосудам»<sup>1</sup>.

Нельзя забывать, что кровообращение в головном и спинном мозгу взаимно связано с циркуляторными процессами cerebrospinalной жидкости. Это означает, что состояние кровообращения в любой части мозга, в его тонких структурных образованиях зависит от физиологического состояния спинномозговой жидкости. Как показали эксперименты на животных, изменение состояния одной из этих систем в той или иной степени сопровождается изменениями состояния другой.

Наряду с существованием взаимосвязи между циркуляцией крови и спинномозговой жидкостью имеется тесная взаимозависимость между состоянием кровотока сосудов и различных образований мозга. Усиленное кровообращение в одних структурных образованиях мозга сопровождается уменьшением кровоснабжения в других. По-видимому, такое перераспределение крови обусловлено физиологическими процессами мозговой деятельности и, в частности, его отдельных структур. Поэтому для правильного представления о сложных механизмах кровообращения мозга необходимо

<sup>1</sup> Б. Н. Кловский. Циркуляция крови в мозгу. Медгиз, М., 1951, стр. 353.

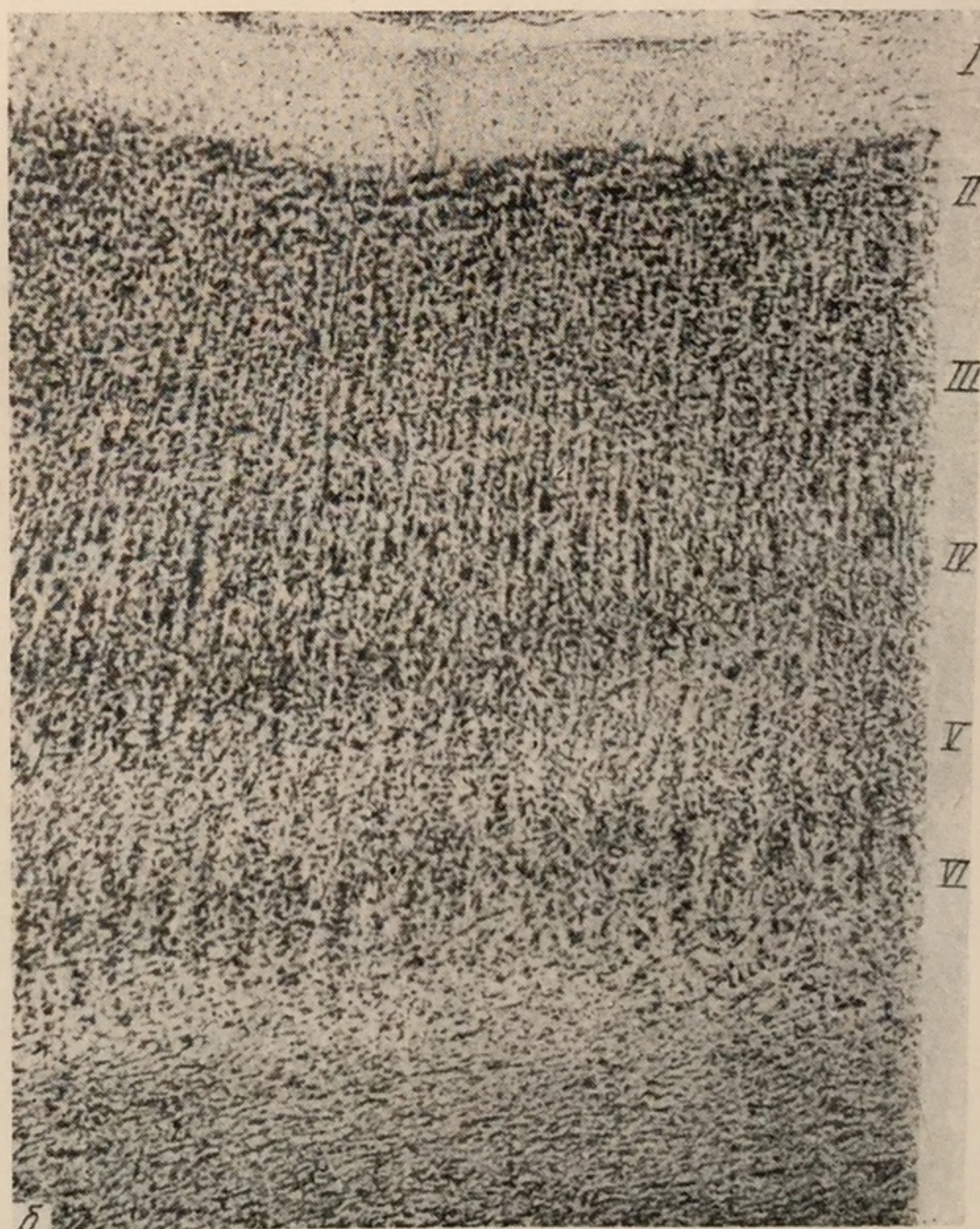
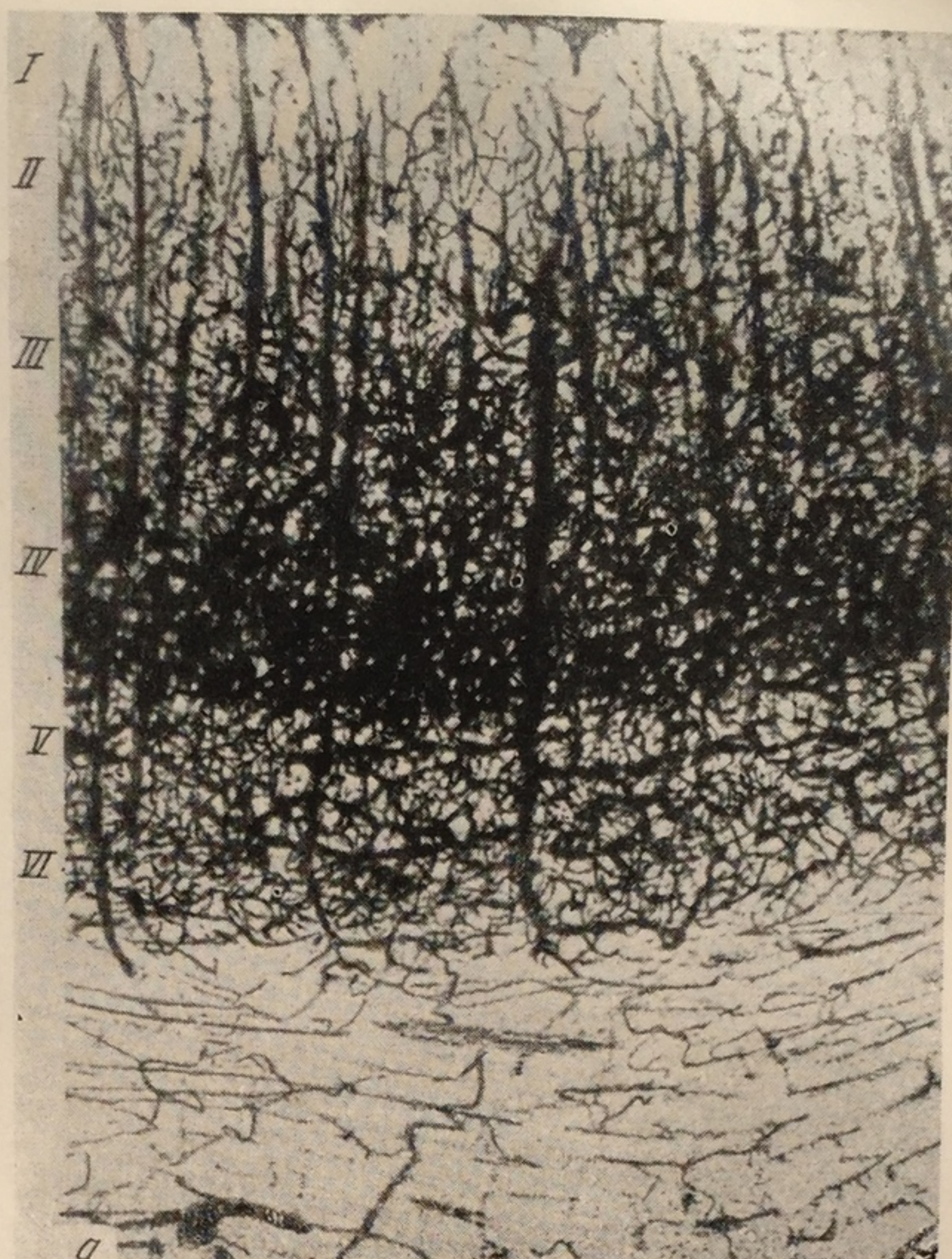
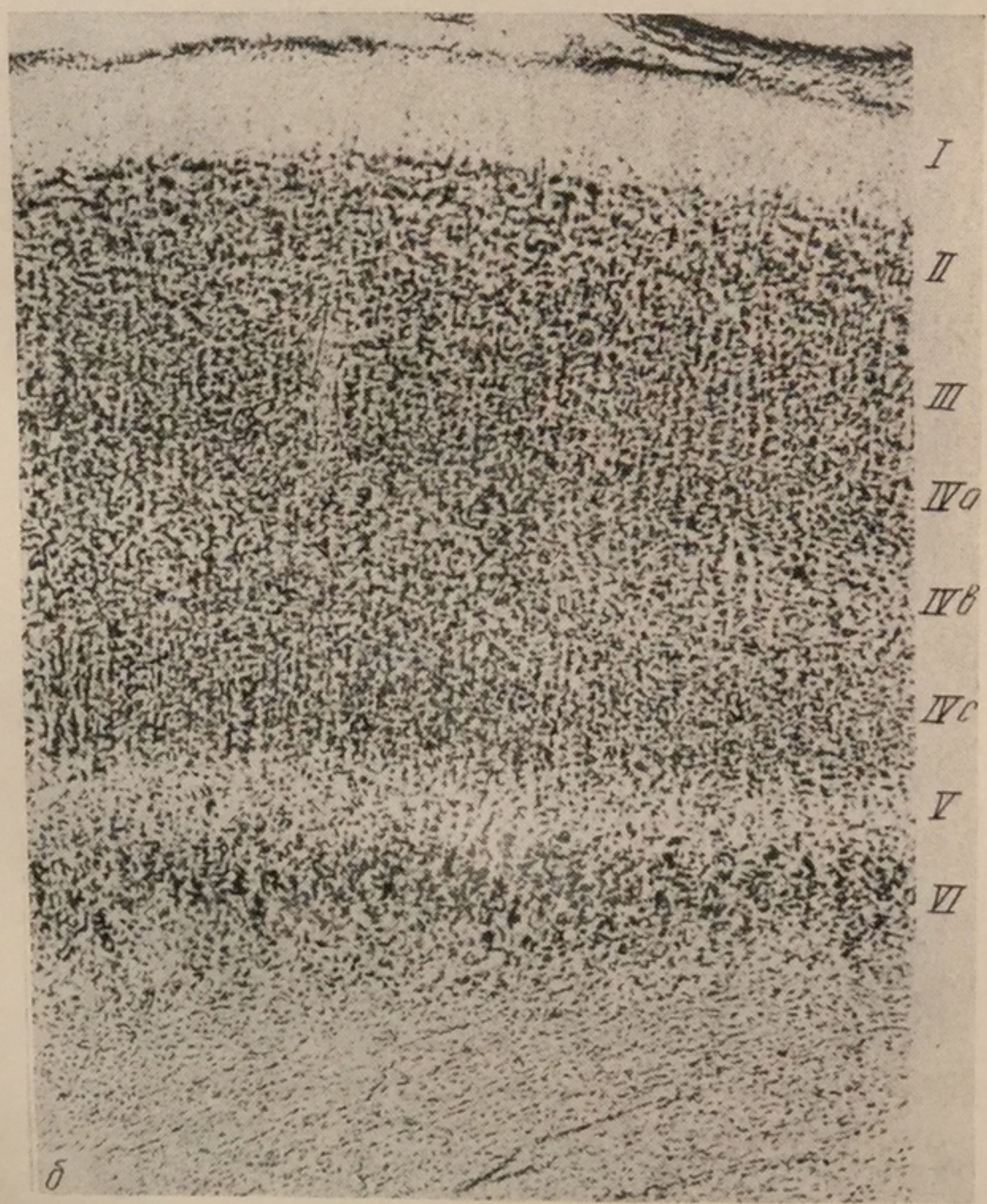
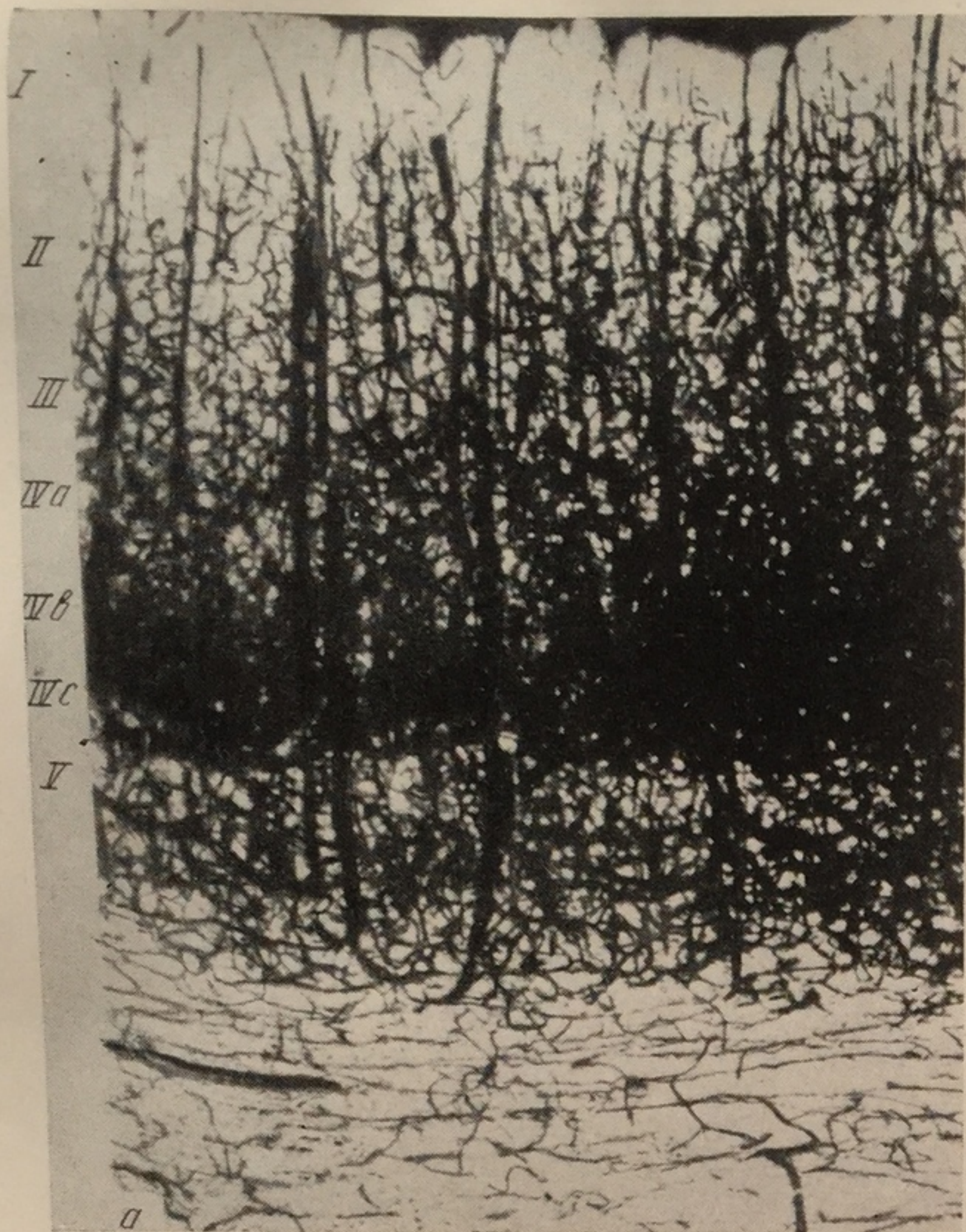


Рис. 57. а—ангиоархитектоника (area striata) (по Пфейфферу) поля 17 человека. Увеличение 46,6; б—цитоархитектоника (area striata) поля 17 человека. Увеличение 48,0.





изучить не только механизмы крово- и ликворообращения и их взаимозависимость, но и закономерности между метаболическими процессами и перераспределением крови.

Кити и Шмидт (Kety и Shmidt) применили методику с закисью азота для определения кровотока в головном мозгу. Они нашли, что у здоровых людей скорость кровотока в головном мозгу составляет  $54 \text{ см}^3$  в минуту на  $100 \text{ г}$  ткани мозга с отклонениями в обе стороны на  $12 \text{ см}^3$  в минуту. Повышенное содержание углекислоты в крови ускоряет кровоток в среднем на  $75\%$ . Они определили, что повышение внутричерепного давления при опухолях мозга связано с постепенным повышением среднего артериального давления крови и при повышении внутричерепного давления выше  $450 \text{ мм}$  водяного столба скорость мозгового кровотока падает.

В настоящее время проводятся исследования по определению роли того или иного сосуда мозга. Роджерс (Rogers) исследовал физиологическое значение виллизиева круга, являющегося замкнутым кольцом сосудов, размеры которых непостоянны. На основании исследований на трупах (инъек-

Рис. 58.

*a* — ангиоархитектоника (area parastriata) поля 18 человека (по Пфейфферу). Увеличение  $41,3$ ; *б* — цитоархитектоника (area parastriata) поля 18 человека. Увеличение  $48,0$ .

пловые прес  
лялах Родж  
ывает собой  
Е. Б. Бабский  
Я. С. Якобсон

вать кровооб  
и в тканях го  
нагрузки, ко  
ное приспосо  
ния этой наг  
крови в сосу  
получить об



ционные препараты) и ангиографических исследований на живых людях Роджерс приходит к выводу, что виллизиев круг представляет собой не запасной резервуар для крови, а анастомоз. Е. Б. Бабский, Г. С. Виноградов, В. С. Гурфинкель, Э. Л. Ромель и Я. С. Якобсон (1952) предложили методику, которая позволяет исследо-

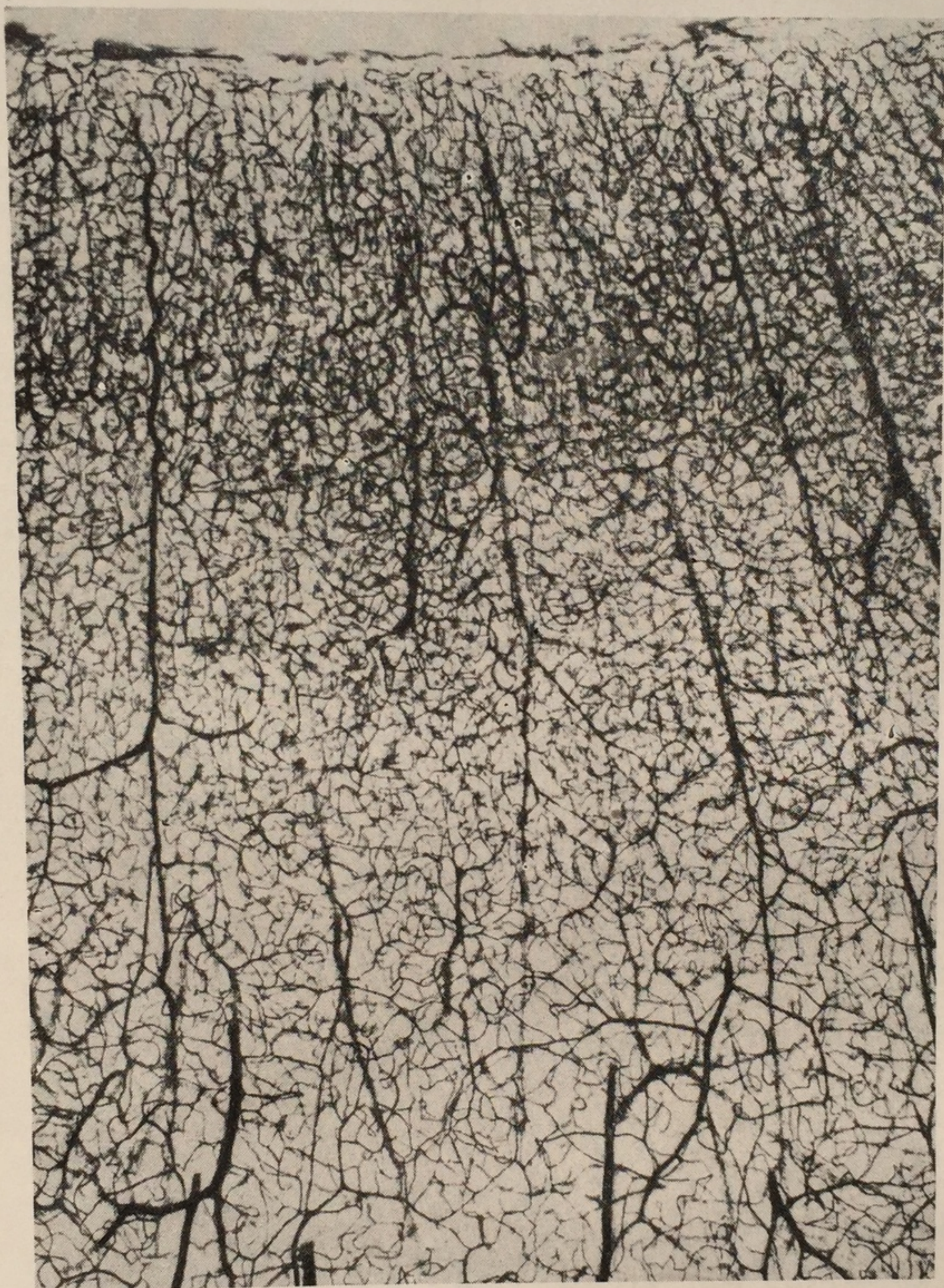


Рис. 59. Поле 4. Мозг собаки. Ангиоархитектоника (по Кузьминой-Преградовой).  
Увеличение 50:1.

вать кровообращение в различных частях тела человека, в том числе и в тканях головы. Методика эта основана на определении вертикальной нагрузки, которую производит исследуемый участок тела, на специальное приспособление, способное реагировать на незначительные изменения этой нагрузки и, в частности, на изменения, связанные с движением крови в сосудах изучаемого участка тела. Этим путем, очевидно, можно получить общее представление об изменениях кровообращения во вне-



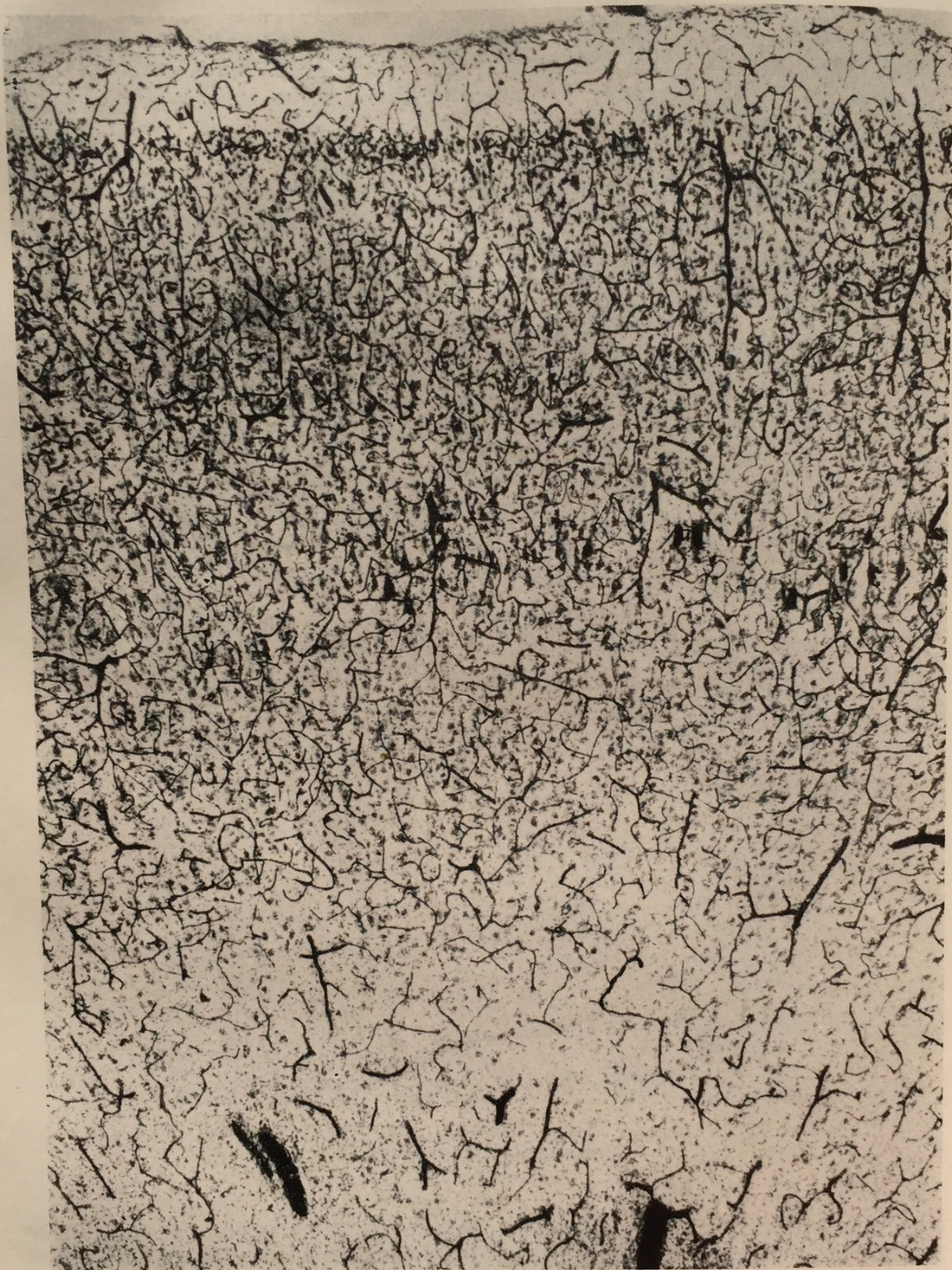


Рис. 60. Поле 4. Мозг собаки. Ангиоцитоархитектоника (по Кузьминой-Преградовой).  
Увеличение 75:1.

и внутрич  
(1954) по  
методика «  
ром она го

Рис. 61. Поле

давшего у  
перспектив  
Основным  
поверхности



и внутричерепных сосудах головы. А. А. Кедров и А. И. Науменко (1954) полагают, что среди других наиболее плодотворной оказалась методика «черепного окна». В том усовершенствованном виде, в котором она представлена в исследованиях Б. Н. Косовского (1951), соз-

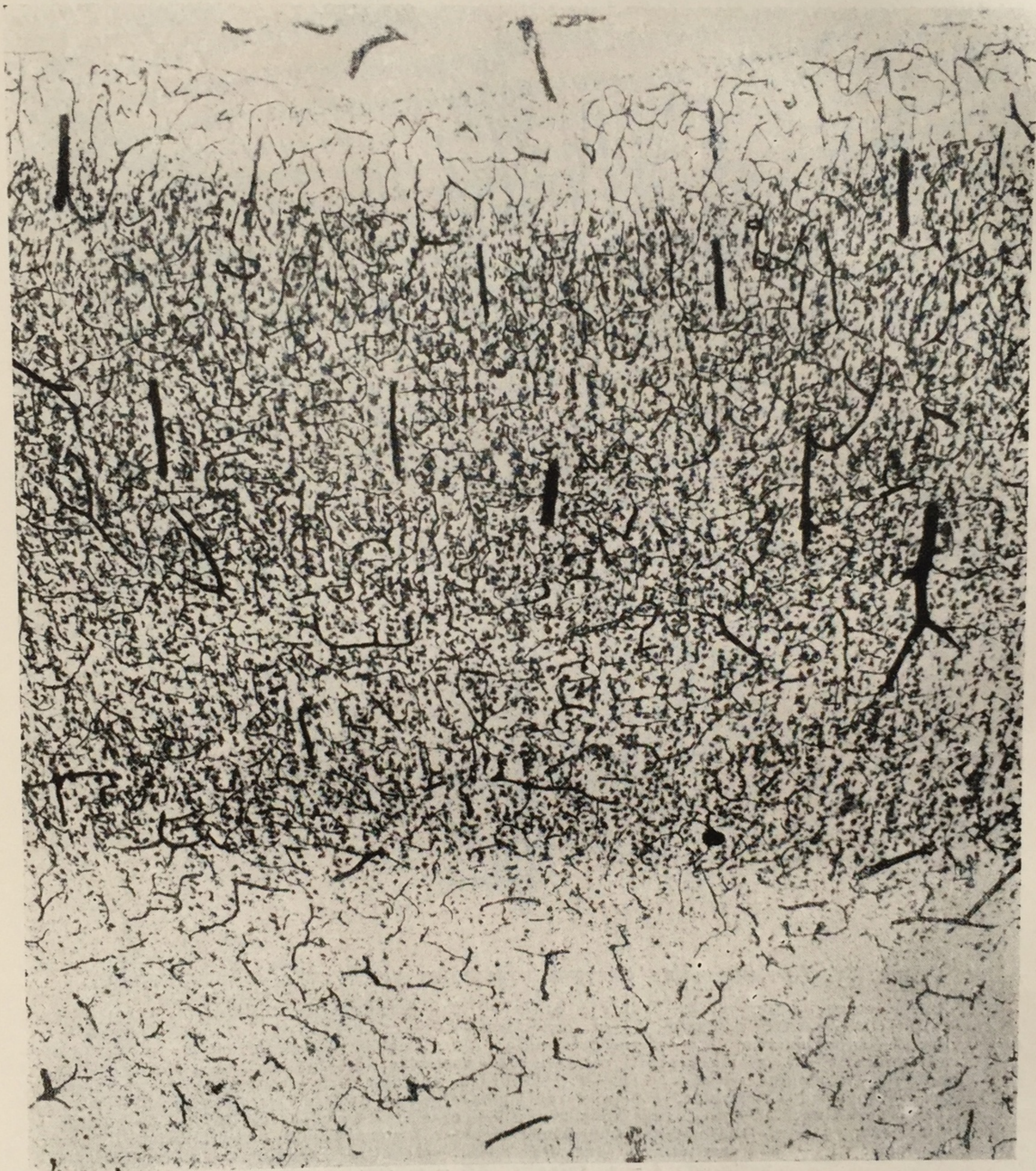


Рис. 61. Поле 17. Мозг собаки. Ангиоцитоархитектоника (по Кузьминой-Преградовой).  
Увеличение 75:1.

давшего у животных «прозрачный череп», методика является весьма перспективной в области изучения внутричерепного кровообращения. Основным недостатком ее является то, что она позволяет изучать лишь поверхностные сосуды мозга с его оболочками. А. А. Кедров и А. И. Нау-



менко (1954) изучали изменение тонуса внутричерепных сосудов в зависимости от колебания уровня общего артериального давления. Оказалось, что в случае фармакологических воздействий и в случае изменения давления в результате механических причин падение артериаль-

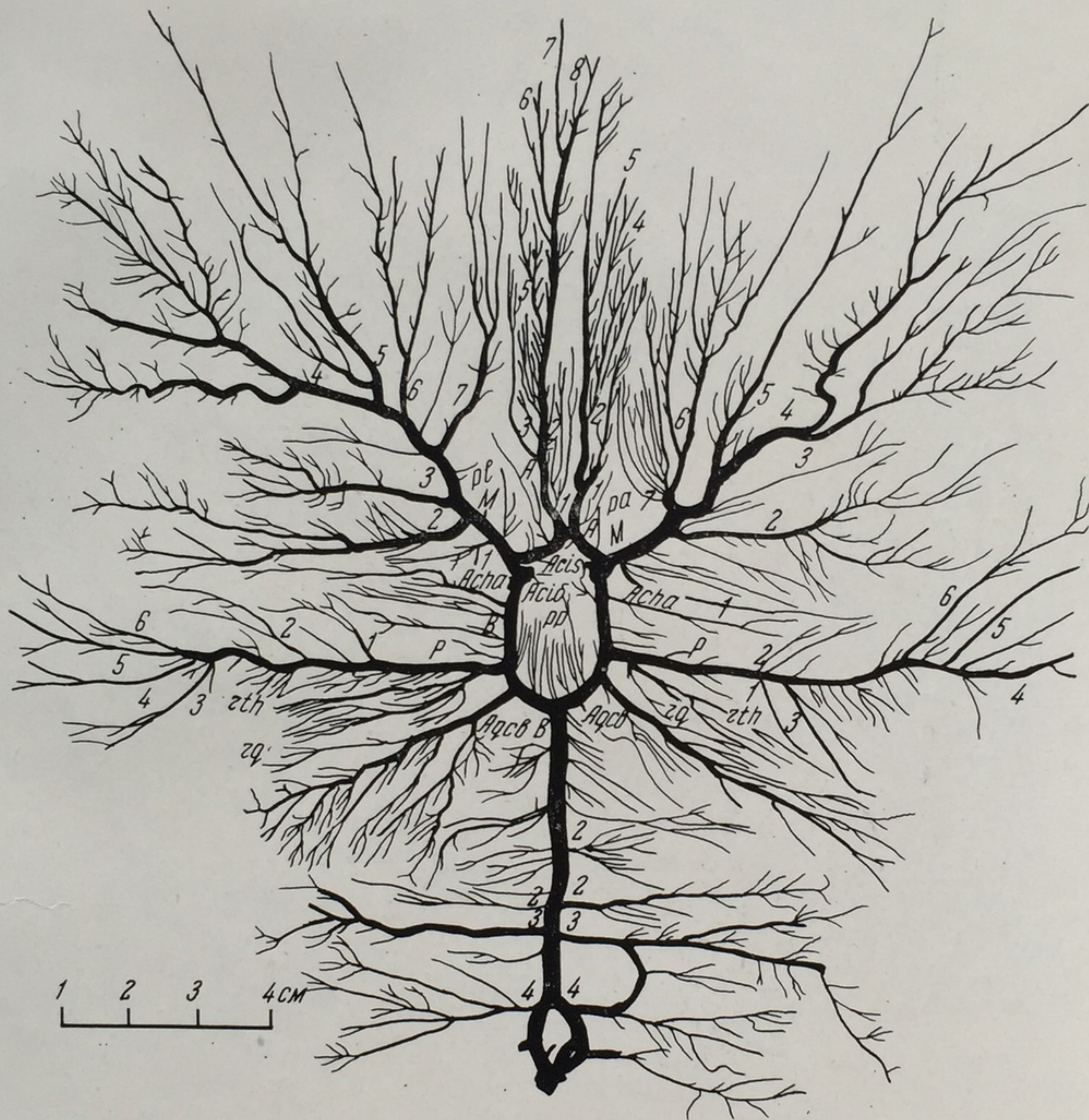


Рис. 62. Артериальная система головного мозга собаки (по Гиндце).

A — a. cerebri anterior; 1 — frontalis anterior; 2 — frontalis posterior; 3 — corporis callosi; 4 — мелкие артерии; 5 — a. cruciformis; 6 — calloso marginalis; 7 — splenialis; 8 — ectosplenialis. M. — a. cerebri media: 1 — a. chorioidea anterior; 2 — a. rhinica posterior; 3 — a. giri compositi caudalis; 4 — posterior; 5 — medius; 6 — anterior Hofmani; 7 — a. rhinica anterior. Acha — a. chorioidea anterior; pa — a. perforans anterior; pp — a. perforans posterior. P. — a. cerebri posterior: 1 — piriformis anterior; 2 — piriformis medius; 3 — piriformis posterior; 4 — polaris; 5 — mediooccipitalis; 6 — splenialis; rth, rq — a. thalamo-quadrigena; Aqcb — a. quadrigemino-cerebellaris. B. — a. basilaris: 1 — a. cerebellaris anterior; 2 — a. cerebellaris media; 3 — a. cerebellaris posterior; 4 — a. spinalis. Aci — a. carotis interna.

ного давления сочетается с падением тонуса внутричерепных артерий, а повышение артериального давления — с повышением этого тонуса.

Сопоставление степени реакции изменения тонуса внутричерепных артерий и изменения общего артериального давления при фармакологических (гистамин, ацетилхолин, адреналин) и механических воздействиях (колебания в количестве циркулирующей крови, пережатие



аорты) показывает, что фармакологические вещества оказывают и прямое действие на сосудистый аппарат мозга и его оболочек, влияя на степень тонического сокращения артериальной стенки. Эти данные согласуются с данными о сосудосуживающем эффекте при раздражении симпатического нерва и о сосудорасширяющем — при раздражении парасимпатического нерва.

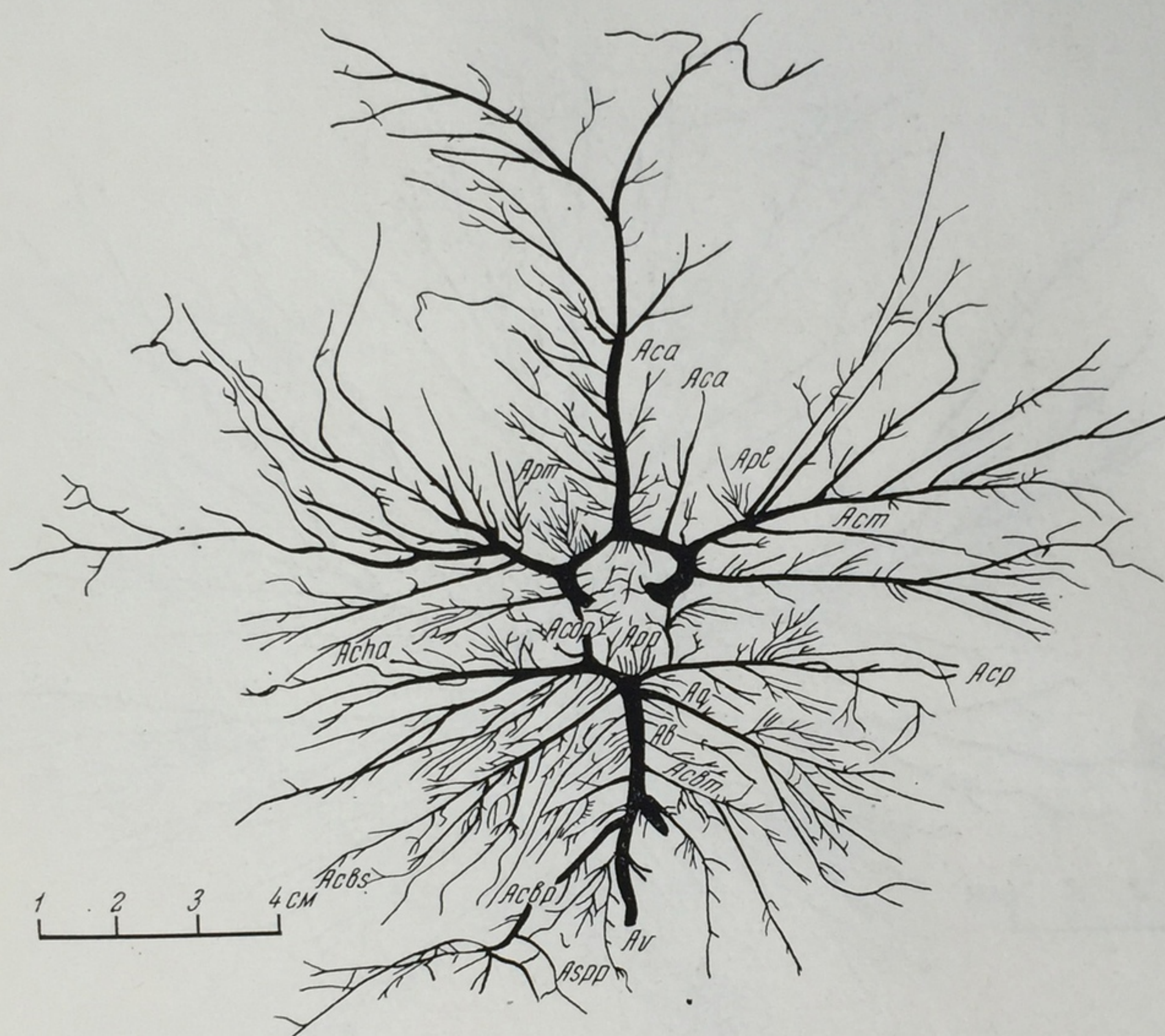


Рис. 63. Артериальная система головного мозга гемадрила (по Гиндце).

*Aca* — a. cerebri anterior; *Apm* — a. perforans medialis; *Apl* — a. perforans lateralis; *Act* — cerebri media; *Acop* — d. communicans posterior; *App* — a. perforans posterior; *Acp* — a. cerebri posterior; *Aq* — a. quadrigemina. *Ab* — a. basilaris; *Acbs* — a. cerebelli superior; *Acbp* — a. cerebelli media; *Aspp* — a. spinalis posterior; *Av* — a. vertebralis.

Изменения, наступающие в спонтанной электрической активности коры головного мозга в результате прекращения кровообращения в головном мозгу, изучены сравнительно подробно в опытах как на животных, так и на людях.

Все эти исследования свидетельствуют о том, что через определенное время после острого прекращения кровообращения спонтанные потенциалы постепенно уменьшаются в амплитуде до полного их прекращения. Через определенное время после восстановления кровообращения спонтанная электрическая активность постепенно восстанавливается до первоначального состояния.



Сравнительно мало изучено влияние выключения кровообращения на ответную электрическую реакцию коры больших полушарий.

С. П. Нарикашвили (1958) показал, что острое выключение кровообращения в головном мозгу кошки вызывает постепенное уменьшение амплитуды потенциалов спонтанной электрической активности коры головного мозга и первичных ответов до полного их затухания.

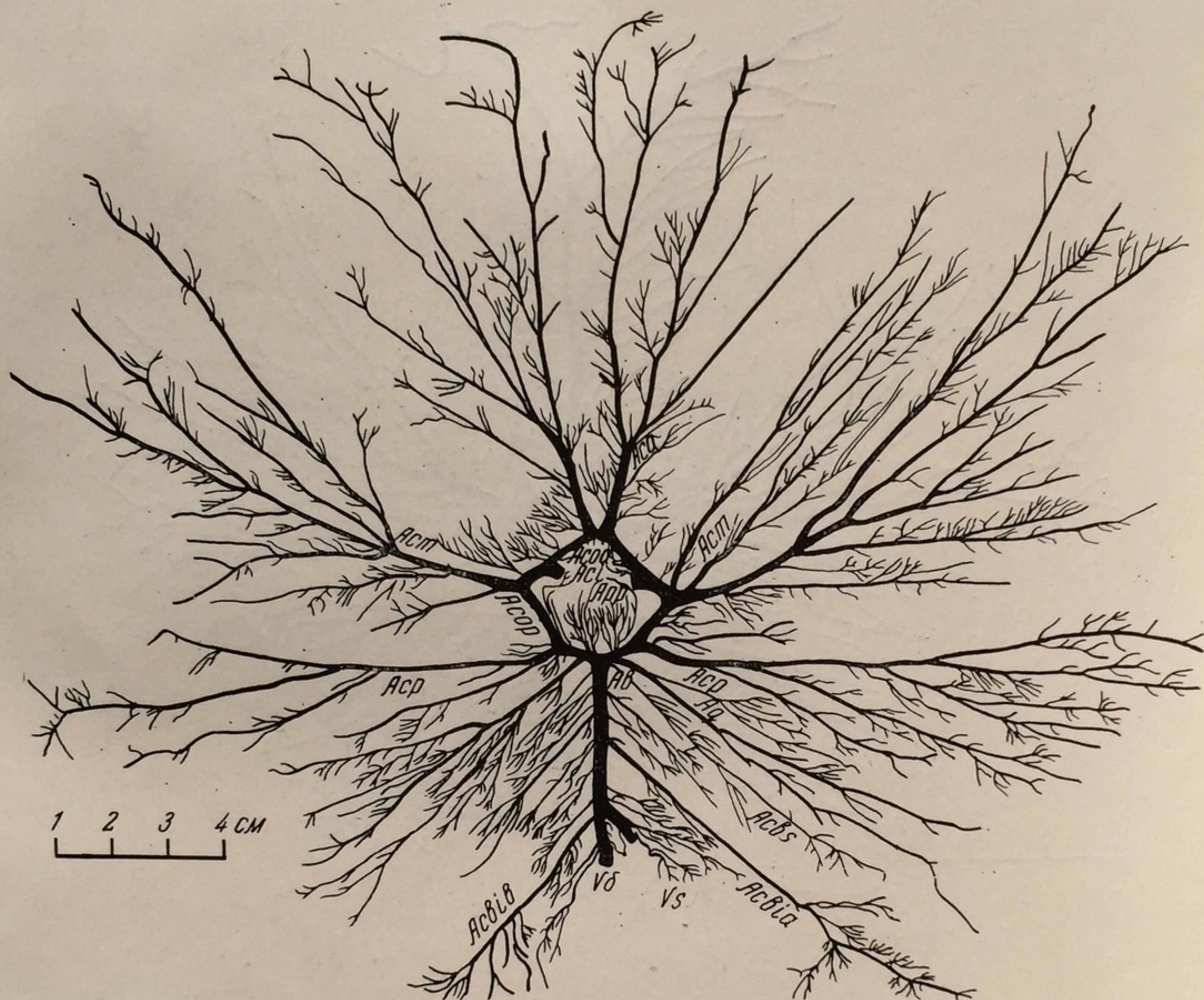


Рис. 64. Артериальная система головного мозга орангутанга (по Гиндце).

*Aca* — a. cerebri anterior; *acm* — a. cerebri media; *aci* — a. carotis interna; *aco* — a. communicans anterior; *acop* — a. communicans posterior; *app* — a. perforans posterior; *acp* — a. cerebri posterior; *ab* — a. basilaris; *aq* — a. quadrigemina; *acbs* — a. cerebelli superior; *acbia* — a. cerebelli inferior anterior; *acbi* — a. cerebelli inferior posterior; *V* — vena.

После выключения кровообращения спонтанная электрическая активность прекращается раньше первичных ответов и обычно совпадает с прекращением глубокого дыхания.

С возобновлением кровообращения восстанавливаются сначала первичные ответы. Однако полное восстановление первичных ответов наблюдается лишь после того, как спонтанная электрическая активность приобретает первоначальный характер. Высказано предположение о том, что более раннее по сравнению с ответной реакцией прекращение спонтанной электрической активности коры обусловлено снижением, а затем и полным выключением влияния ретикулярной формации



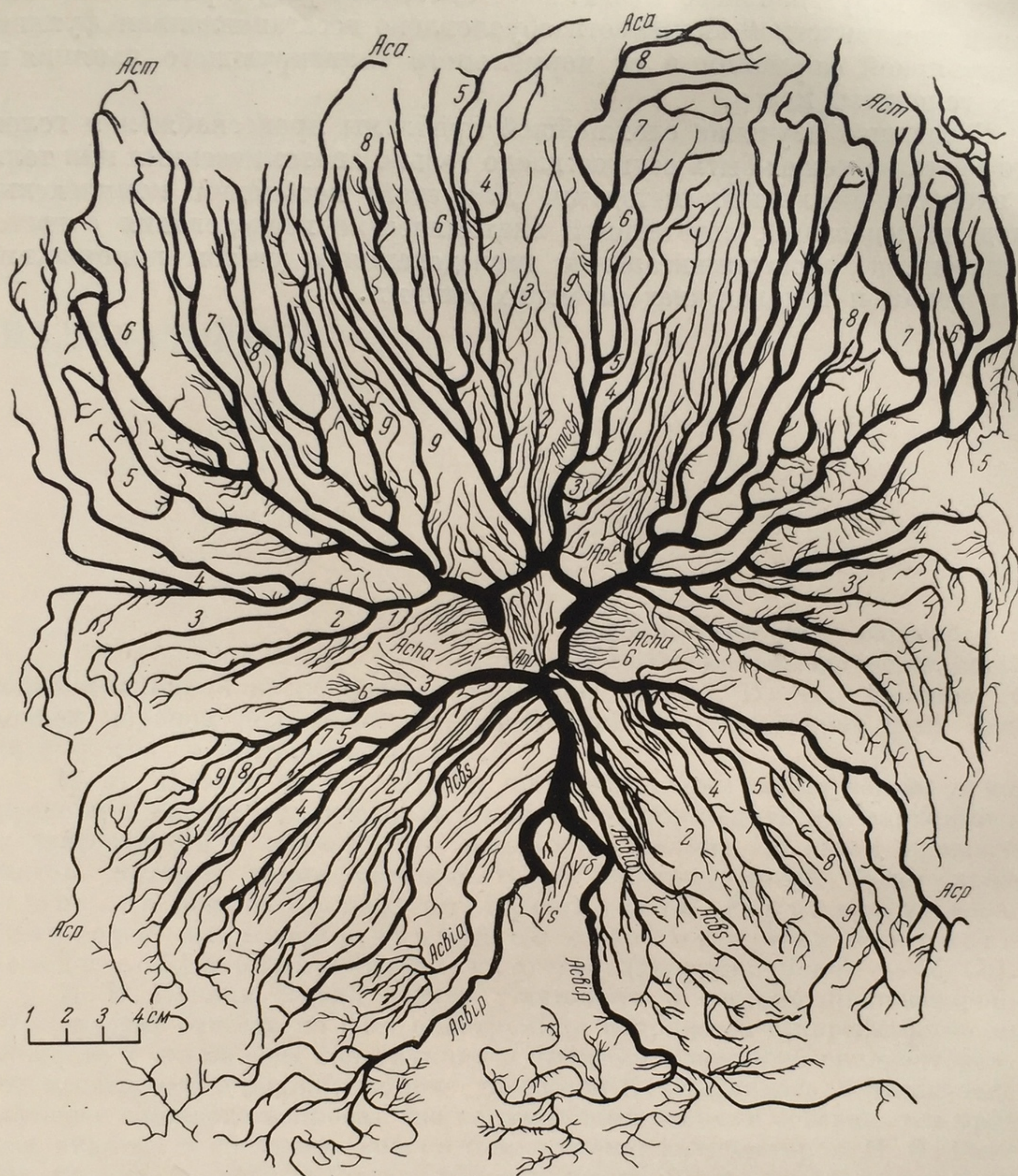


Рис. 65. Артериальная система головного мозга человека (по Гиндце).

*Aca* — a. cerebri anterior: 1 — a. orbitalis posterior; 2 — a. orbitalis anterior; 3 — a. frontalis anterior; 4 — a. frontalis media; 5 — a. frontalis posterior; 6 — a. praecentralis superior; 7 — a. postcentralis superior; 8 — a. praecuneus; 9 — a. splenialis. *Acm* — a. cerebri media: 1 — a. temporalis polaris; 2 — a. temporalis anterior; 3 — a. temporalis media; 4 — a. temporalis posterior; 5 — a. parietalis horizontalis; 6 — a. parietalis ascendens; 7 — a. postcentralis inferior; 8 — a. praecentralis inferior; 9 — a. fronto-orbitalis.

*Amcc* — a. mediana corporis callosi; *apl* — a. perforans lateralis; *app* — a. perforans posterior; *acha* — a. chorioidea anterior; *acp* — a. cerebri posterior: 1 — a. rhinica; 2 — a. transversalis; 3 — a. media-basalis; 4 — a. hippocampi; 5 — a. fusiformis; 6 — a. lingualis; 7 — a. profunda; 8 — a. cuneus; 9 — a. parieto-occipitalis; *acbs* — a. cerebelli superior; *acbia* — a. cerebelli inferior anterior seumedia; *acbip* — a. cerebelli inferior posterior; *V* — vena.



ствола на кору головного мозга. Восстановление регулярных волн спонтанной электрической активности обусловлено восстановлением функции ретикулярной формации и ее нормального тонизирующего влияния на кору головного мозга.

Успешное изучение сложнейшей проблемы кровоснабжения головного мозга не может быть осуществлено только анатомическими или только экспериментальными методами. Для этого необходим комплексный метод исследований, сочетающий анатомические исследования с гистохимическими, экспериментальные исследования с учетом клинических наблюдений и патологоанатомических данных.



## АНАЛИЗАТОРЫ

Исключительно важной и неотложной задачей является разработка одной из основных концепций учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности — концепции об анализаторах и их связях с экстра- и интрарецепторами.

И. П. Павлов писал: «Перед исследователями встает вопрос точно определить работу анализаторных приборов, проследить все вариации в их деятельности в случае того или иного полома. И затем из массы фактов, которые таким образом будут собраны, можно будет даже решиться на попытку воспроизвести структуру анализатора: из каких частей он состоит и как эти части между собой взаимодействуют?»<sup>1</sup> (разрядка наша. — С.С.).

И. П. Павлов ставил задачу установить в системе анализаторов, «что следует отнести на счет конструкции и процесса в периферическом аппарате и что на счет конструкции и процесса в мозговом анализаторе». Эти исследования должны помочь, по мысли И. П. Павлова, в разработке наиболее сложного вопроса: «по каким общим законам совершается процесс анализа и синтеза». Говоря о механизмах анализаторов, И. П. Павлов писал: «...глаз разлагает эфирные колебания на колебания разной длины, и мы различаем красный, синий и другие цвета, которые, как всем известно, отличаются между собой только длиной волны. То же самое по принципу устройства представляет собой и ушной анализатор. Вообще анализаторы — это такие аппараты, которые различают внешний мир на элементы и затем трансформируют раздражение в ощущение»<sup>2</sup>.

В эволюционном ряду высших позвоночных до человека включительно в системе каждого анализатора первой инстанцией, осуществляющей сложные взаимоотношения организма с внешней средой, является подкорка, в которой замыкаются сложные безусловные рефлексy. Эти

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание трудов. Т.3. М.—Л., 1951, стр. 175.

<sup>2</sup> Лекции И. П. Павлова по физиологии 1912—1913 гг., записанные П.С. Купаловым. М., 1949, стр. 298.



рефлексы вызываются относительно немногими безусловными раздражителями. Этим и объясняется ограниченная ориентировка животных, обладающих только подкорковыми образованиями или слабо развитой корой.

Кора больших полушарий — вторая инстанция, осуществляющая сложные взаимоотношения животного с окружающей средой, является совокупностью корковых концов анализаторов. Одновременно с ее возникновением и усложнением в эволюции постепенно возникает новый высший принцип нервной деятельности — условные рефлексы. В результате этого животное, обладающее корой, гораздо полнее ориентируется в среде и приспособляется к ней, чем животное, обладающее нервными образованиями, которым свойственна только безусловнорефлекторная деятельность. У человека к первой сигнальной системе (простой условнорефлекторной деятельности) прибавляется вторая сигнальная система — система сигнализации при помощи речи (сигналы сигналов).

Структура и функция анализаторов формируются и усложняются под влиянием внешней среды. Анализаторы возникают и развиваются как морфологические системы адекватного отражения внешней среды. И. П. Павлов неоднократно подчеркивал важность изучения структуры анализаторов. Он интересовался, «как они построены» и «как они взаимодействуют между собой», и ставил задачу перед учеными «решиться на попытку воспроизвести анализаторы».

Подчеркивая общие принципы уравнивания организма с внешней средой, говоря о том, что «чем сложнее организм, тем тоньше, многочисленнее и разнообразнее элементы уравнивания», что «для этого служат анализаторы и механизмы как постоянных, так и временных связей, устанавливающие тончайшие соотношения между мельчайшими элементами внешнего мира и тончайшими реакциями животного организма», как бы предвидя современные успехи кибернетики, И. П. Павлов тогда же, в 1923 г., писал: «Таким образом вся жизнь от простейших до сложнейших организмов, включая, конечно, и человека, есть длинный ряд все усложняющихся до высочайшей степени уравниваний внешней среды. Придет время — пусть отдаленное, — когда математический анализ, опираясь на естественнонаучный, охватит величественными формулами уравнений все эти уравнивания, включая в них, наконец, и самого себя»<sup>1</sup>.

Кора мозга содержит корковые ядра и рассеянные элементы различных анализаторов.

Ядра анализаторов дифференцированы и включают в свой состав обычно несколько цитоархитектонических полей, различных по онто- и филогенезу, по афферентным проекциям, по клеточной структуре.

Многие исследователи и их коллективы после смерти И. П. Павлова плодотворно развивали его принципы, выясняли тонкие подробности связи между целостной деятельностью нервной системы и функцией ее отдельных частей. Много интересного сделано и в Институте мозга, где на протяжении уже более 30 лет исследуется система анализаторов головного мозга в их взаимодействии и эволюционном развитии. Эти исследования приводят нас к выводу, что система анализаторов — понятие

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 1. М.—Л., 1951, стр. 125.



вполне соответствующее современному уровню науки. Поэтому мы не можем согласиться с точкой зрения П. К. Анохина, который вводит свое «новое» понимание принципа системности. По П. К. Анохину, каждая мельчайшая функция организма имеет свою функциональную систему. В конце концов оказывается, что организм состоит из мельчайших систем и системок, причем акцент делается не на координации и соподчинении этих систем, а на все большем и большем их дроблении. Как писал еще Клод Бернар, организм построен таким образом, что в нем осуществляются условия элементарной или индивидуальной жизни и эти условия одинаковы для всех, но в то же время каждый член зависит в известной мере по своей функции от места, которое он занимает в организме, и что все наши органы в их жизненных проявлениях, нормальных или патологических, зависят от нервной системы. Зачем же нам после Клода Бернара, четко поставившего вопрос о ведущей роли нервной системы в регуляции и интеграции всего организма, после С. П. Боткина и И. М. Сеченова, введших в медицину понятие нервизма, после И. П. Павлова, создавшего стройную теорию высшей нервной деятельности, основанную на системе анализаторов, после Джексона, давшего принцип соподчиненности работы частей нервной системы, и многих других опять возвращаться к представлению о том, что организм есть государство функциональных систем без центрального и управляющего механизмов, как это следует из представлений П. К. Анохина.

#### ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Понятие о двигательном анализаторе было сформулировано учеником И. П. Павлова Н. И. Красногорским. Структура двигательного анализатора включает 3 нейрона. Первый берет начало в клетках спинномозговых узлов. Дендриты этих клеток, являясь частью периферических нервов, заканчиваются специальными окончаниями-проприорецепторами в мышцах, суставах и костях. Функция таких рецепторов — воспринимать раздражения от этих органов (мышечно-суставное чувство или глубокая чувствительность). Проприорецепторы четко дифференцируются к 6—6½ месяцам внутриутробной жизни. Осевые цилиндры (волокна) клеток находятся в спинномозговом узле; в составе задних корешков они входят в спинной мозг, затем, войдя, не прерываясь, в задние столбы, образуют пучки Голля и Бурдаха, которые поднимаются кверху, в ствол головного мозга. В составе пучка Голля идут волокна, по которым распространяются раздражения от нижних конечностей и нижних отделов туловища; в состав пучка Бурдаха — волокна, по которым направляются в головной мозг раздражения от верхних конечностей и верхних отделов туловища. Эти волокна заканчиваются в ядрах задних столбов продолговатого мозга: ядре нежного пучка (*nucleus funiculus gracilis*) и ядре клиновидного пучка (*nucleus cuneatus*). В этих ядрах начинаются новые волокна — вторые нейроны, которые вблизи ядер и несколько выше перекрещиваются с волокнами противоположной стороны, образуя медиальную петлю (*lemniscus medialis*), которая поднимается кверху, располагаясь в варолиевом мосту и ножке мозга и заканчиваясь в вентральных ядрах зрительного бугра.

От этих ядер зрительного бугра начинаются третьи нейроны, волокна которых направляются в кору больших полушарий. Часть их закан-



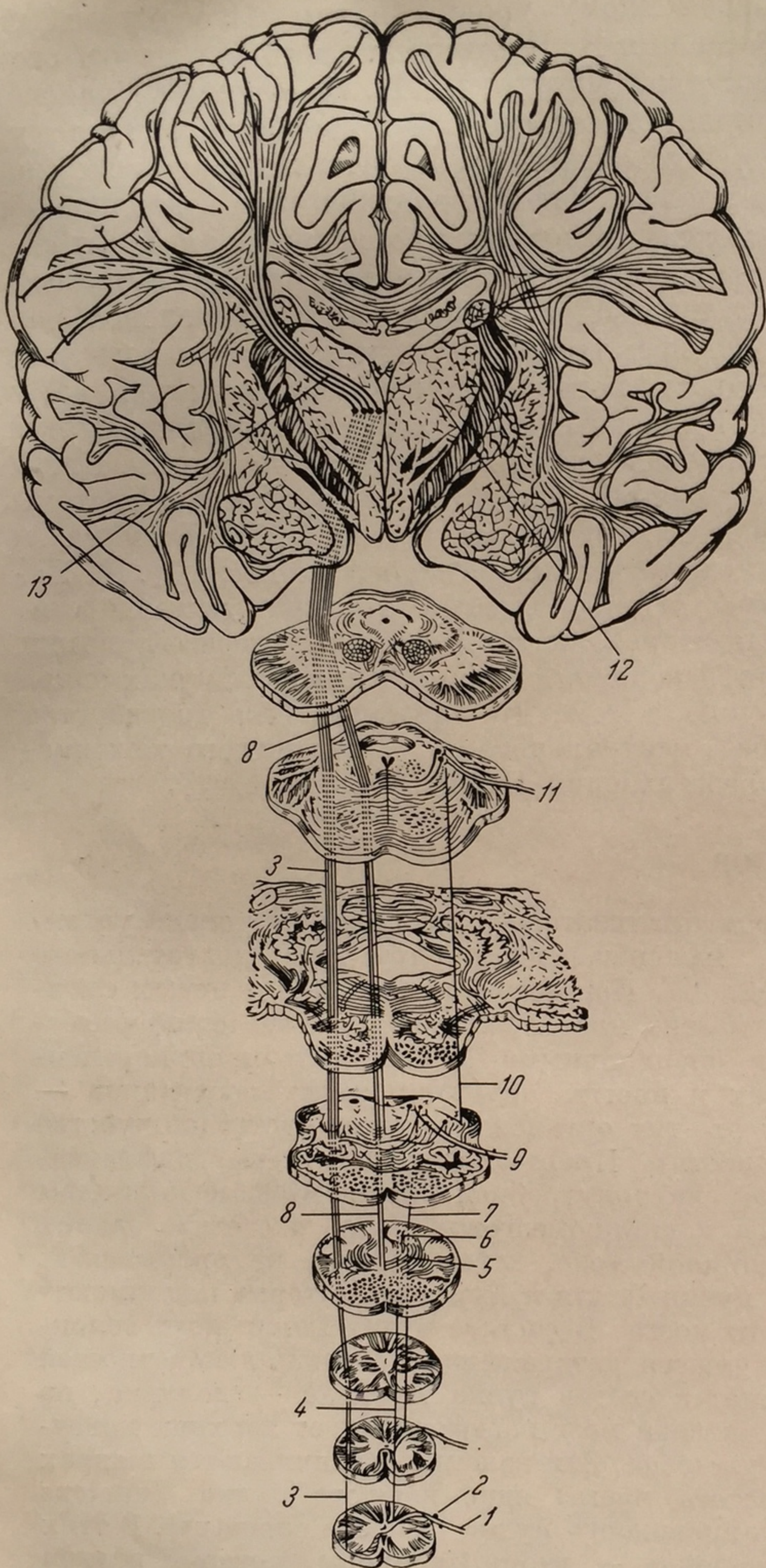


Рис. 66. Афферентные волокна кожно-двигательного анализатора человека.

1 — radix spinalis posterior; 2 — ganglion spinale; 3 — fasciculus spino-thalamicus; 4 — fasciculi Golli et Burdachi; 5 — fibrae arcuatae internae; 6 — nuclei gracilis et cuneati; 7 — fasciculus solitarius; 8 — lemniscus medialis; 9 — nervus vagus; 10 — tractus spinalis n. trigemini; 11 — nervus trigeminus; 12 — thalamus opticus; 13 — fibrae thalamo-corticalis.

чивается в задней центральной извилине и в верхней теменной доле, а часть идет в корковый конец двигательного анализатора, главным образом в поля 4 и 6 прецентральной области (рис. 66). Характерной особенностью архитектурного строения этих двух полей является отсутствие ясно выраженного слоя IV, а в поле 4 также и наличие гигантских пирамидных клеток Беца.

С. А. Саркисовым и Г. И. Поляковым в 1935 г. впервые были описаны некоторые данные о вариабильности полей 4 и 6 у человека (взаимное их расположение, изменение их участков, расположенных вблизи их границ) (рис. 67, 68).

Л. А. Кукуевым было установлено, что в процессе индивидуального развития у человека, а также в видовом развитии у млекопитающих поле 4 характеризуется прогрессивным уменьшением относительной величины его площади. Наиболее постоянными признаками поля 4 как в онтогенезе человека, так и в сравнительно-анатомическом ряду, по мнению Л. А. Кукуева, является наличие гигантских клеток Беца и отсутствие мелкоклеточных слоев II и IV. Он также показал, что структура поля 4 на



его протяжении различна; это обусловлено величиной и гнездным расположением гигантских клеток Беца, а также шириной коры и радиальностью волокон.

Цитоархитектонические особенности поля 6 — значительная ширина коры с преобладанием в ней особо стройных средних и крупных пирами-

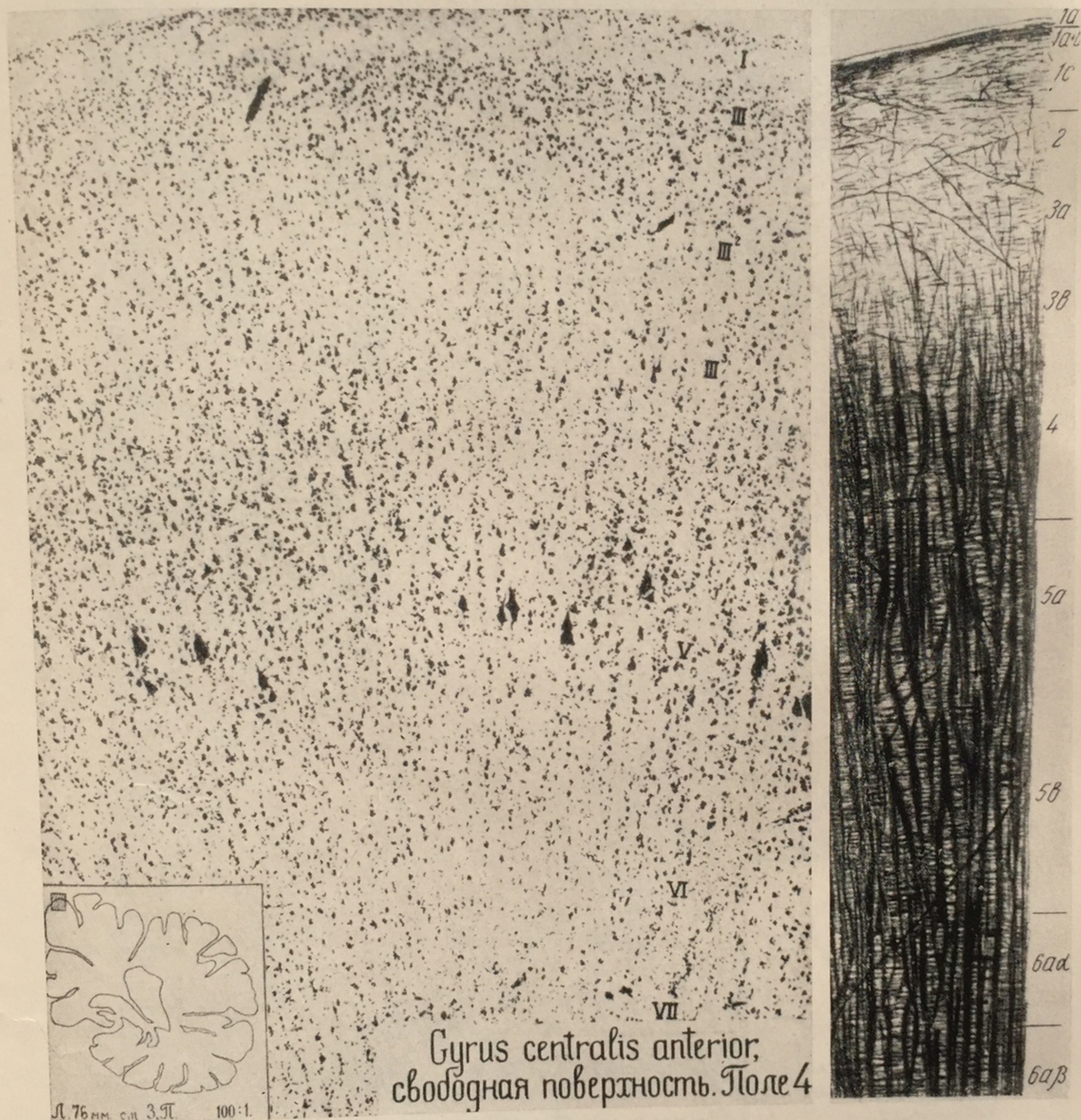


Рис. 67. Цитоархитектоника (1) и миелоархитектоника (2) поля 4 двигательного анализатора.

дных клеток, расположенных радиально. Клетки распределены по всему поперечнику коры. В VI и VII слоях поля 6 имеются многочисленные веретенообразные клетки, а в V слое отсутствуют клетки Беца. Наиболее типичной частью поля 6 является та его часть, которая расположена на уровне первой и второй лобных извилин.

Эфферентные волокна двигательного анализатора составляют пирамидный (tractus corticospinalis) и кортико-ядерный (tractus corticonucle-



aris) пучки. Большинство волокон этих пучков начинается от клеток Беца поля 4 и больших пирамидных клеток поля 6. Эти волокна в полуовальном центре (centrum semiovale) образуют лучистое сияние (corona

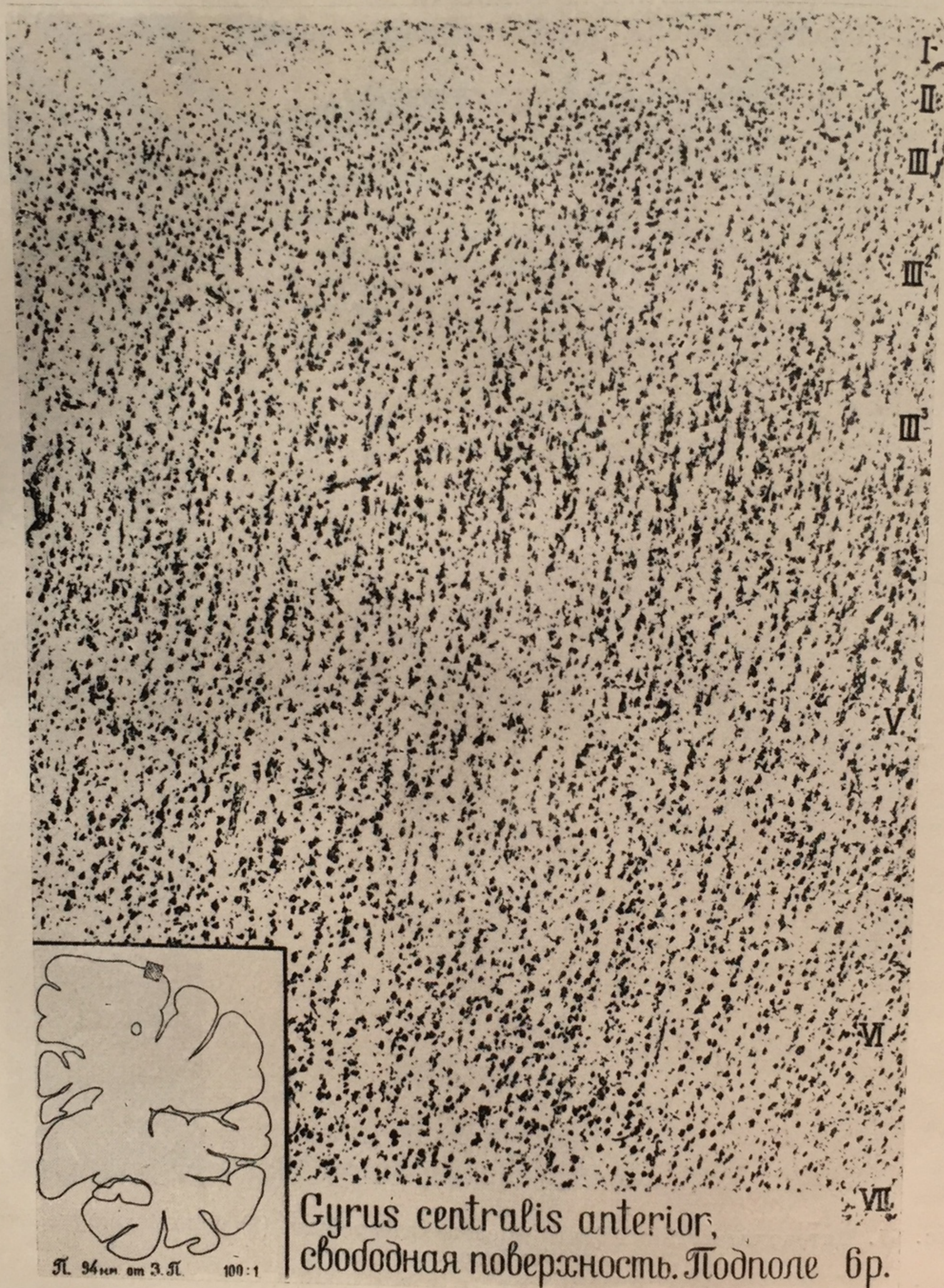


Рис. 68. Цитоархитектоника поля 6 двигательного анализатора.

radiata). Далее, спускаясь вниз, они образуют колено и переднюю часть заднего бедра внутренней сумки и, пройдя ножки мозга, направляются в ствол.

На уровне всего ствола от кортико-ядерного пучка отходят волокна к двигательным ядрам глазодвигательного, блоковидного, отводя-



щего тройничного и верхнего лицевого нервов своей и противоположной стороны и к ядрам нижнего лицевого и подъязычного нервов противоположной стороны.

В нижних отделах продолговатого мозга пирамидальный пучок претерпевает неполный перекрест (*decussatio pyramidum*), большая часть волокон перекрещивается и переходит в боковой столб спинного мозга противоположной стороны (*tr. corticospinalis lateralis*), а меньшая часть остается в переднем столбе своей стороны (*tr. corticospinalis anterior*). Пирамидные волокна заканчиваются в клетках передних рогов спинного мозга, от которых начинаются передние двигательные корешки (рис. 69), волокна которых образуют периферические нервы, иннервирующие определенные мышцы тела, туловища и конечностей (см. рис. 69).

Необходимо отметить, что в полях 4 и 6 начинаются также волокна, которые заканчиваются в зрительном бугре, подкорковых узлах, красном ядре, черной субстанции, мозжечке. При поражении афферентных структур двигательного анализатора (пучков Голля и Бурдаха) возникают расстройства мышечно-



Рис. 69. Эфферентные волокна (пирамидный путь) двигательного анализатора.

1 — tractus corticospinalis; 2 — tractus corticonuclearis; 3 — nervus oculomotorius; 4 — nervus trigeminus; 5 — nervus facialis; 6 — nervus abducens; 7 — nervus vagus; 8 — nervus hypoglossus; 9 — nervus accessorius; 10 — decussatio pyramidum; 11 — fasciculus pyramidalis lateralis; 12 — radix spinalis anterior; 13 — fasciculus pyramidalis anterior.



суставного чувства и частично тактильного чувства, что в свою очередь приводит к нарушению координированных движений и статики.

Л. С. Гамбарян, изучая двигательные условные рефлексы у собак с перерезанными задними столбами, пришел к выводу, что волокна мышечно-суставного чувства имеются не только в них, но также в боковых и передних столбах спинного мозга. В эти образования волокна глубокой чувствительности попадают из задних корешков, сначала пройдя некоторое расстояние в составе задних столбов. Существованием дополнительных путей двигательного анализатора Л. С. Гамбарян (1952) объясняет быструю компенсацию координационных нарушений, наблюдающихся у собак с поврежденными задними столбами. Существование дополнительных путей мышечно-суставного чувства получило подтверждение электрофизиологическими исследованиями. Так, например, Гарднер и Ноер (Gardner и Noer, 1952), а также Хадет (Haddad, 1953) показали, что нарушение проводимости волокон задних столбов не приводит к задержке поступления мышечных раздражений в область двигательного анализатора (опыты на кошках). Они наблюдаются даже в том случае, если перерезаны все отделы спинного мозга, кроме вентро-латерального. Такие же результаты были получены и на обезьянах [Гарднер и Морин (Gardner и Morin, 1953)]. В результате многочисленных опытов Гарднер и Морин в 1957 г. пришли к важному выводу, что в спинном мозгу имеется больше чем один путь для каждого вида чувствительности. И действительно, еще в 1953 г. Бродл и Каада (Brodal и Kaada) электрофизиологической методикой показали наличие в пирамидных пучках восходящих волокон мышечно-суставного чувства. Эти данные были подтверждены Тоуве (Tower, 1959) и др. Л. С. Гамбарян, изучая изменения высшей нервной деятельности при поражении задних столбов, установил, что двигательные электрооборонительные и пищевые рефлексы при таких же поражениях не только сохраняются, но могут быть вновь выработаны. Он пришел к важному выводу (который нуждается в подтверждении), что в «спинном мозгу не существует узкой локализации проводящих систем и что для каждой афферентной системы существуют как „ядерные“, так и „рассеянные“ интраспинальные пути»<sup>1</sup>.

При поражении эфферентных волокон двигательного анализатора, начиная от коры и до передних рогов, наблюдаются центральные спастические, а при поражении второго нейрона — вялые, атрофические параличи.

Клинические наблюдения и патоархитектонические исследования Л. А. Кукуева, Т. С. Матвеевой, Г. П. Губиной, Г. Н. Кривицкой, В. А. Абовян показали, что симптомы поражения пирамидной системы в виде легких парезов, разницы рефлексов, патологических знаков и др. можно было выявить при любой локализации сколько-нибудь значительного очага. Эти наблюдения согласуются с экспериментальными данными Левина и Бредфорд (Lewin и Bradford), Меттлер (Mettler), С. А. Бабаяна, Л. А. Кукуева, О. С. Адрианова и др. о возникновении волокон пирамидного пути не только в передней центральной извилине, но и за ее пределами в различных областях и полях

<sup>1</sup> Л. С. Гамбарян. Вопросы физиологии двигательного анализатора. Медгиз, 1962, стр. 133—134.



коры мозга. Патоморфологические исследования с применением методов Марки (Marchi), Наута (Nauta) и др. позволяют выявить дегенерацию волокон пирамидного пути при локализации очага размягчения в височной, лобной и затылочной областях.

Все эти факты дают возможность конкретизировать представление о ядре и рассеянных элементах двигательного анализатора. Такое представление соответствует принципу мультифункциональности корковых формаций, разработанному И. Н. Филимоновым.

Экспериментальные и клинко-морфологические данные позволили установить морфологические основы восстановления двигательных функций, которые не исчерпываются ликвидацией отека, рассасыванием кровоизлияний, а происходят также за счет восстановления аксосоматических и аксодендритических межнейрональных связей.

На этих теоретических основах для восстановления движений при параличах и парезах, для нормализации нарушений тонуса с успехом применяются нейрофармакологические средства типа аминазина, нивалина и др. Однако значение двигательного анализатора для животного организма, по-видимому, заключается не только в осуществлении движений. По мнению Э. Ш. Айрапетьянца, двигательный анализатор является связующим аппаратом в межанализаторных взаимоотношениях при пространственной ориентировке. Дальнейшая дифференцировка двигательного анализатора выявилась в возникновении специального поля речедвигательного анализатора, расположенного в лобной области. Наиболее сложный анализ и синтез раздражений, специфичных для данного анализатора, осуществляются в его ядре. Рассеянные элементы осуществляют менее сложный анализ и синтез специфичных для данного анализатора раздражений.

### КОЖНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Клетка первого нейрона кожного анализатора расположена в спинномозговом узле. Дендриты этой клетки направляются в кожу и оканчиваются рецепторами; ее осевой цилиндр вместе с волокнами двигательного анализатора составляет задний корешок и оканчивается в клетках задних рогов спинного мозга. От этих клеток начинаются волокна второго нейрона — спиноталамический пучок (*tractus spino-thalamicus*), который в спинном мозгу переходит на противоположную сторону, в его боковые столбы. Далее волокна кожного анализатора поднимаются в ствол мозга, в ножку мозга, располагаясь снаружи от медиальной петли, и вместе с ней в межуточном мозгу заканчиваются в вентральных ядрах зрительного бугра. Из этой области начинаются волокна третьего нейрона, которые вместе с волокнами проприоцептивной чувствительности проходят через задние отделы заднего бедра внутренней сумки и направляются в кору головного мозга — в постцентральную область, в поля 3, 1, 2. Поле 3 покрывает заднюю стенку центральной борозды, поле 1 располагается на наружной поверхности постцентральной извилины, поле 2 — на передней стенке постцентральной борозды. Часть чувствующих волокон направляется в верхнюю теменную область, в поля 7 и 5.

Характерным признаком коркового конца кожного анализатора (поля 3, 1, 2) является сравнительно узкая кора, мелкоклеточность, гранулярность, богатство клетками (с преобладанием мелких). Эти при-



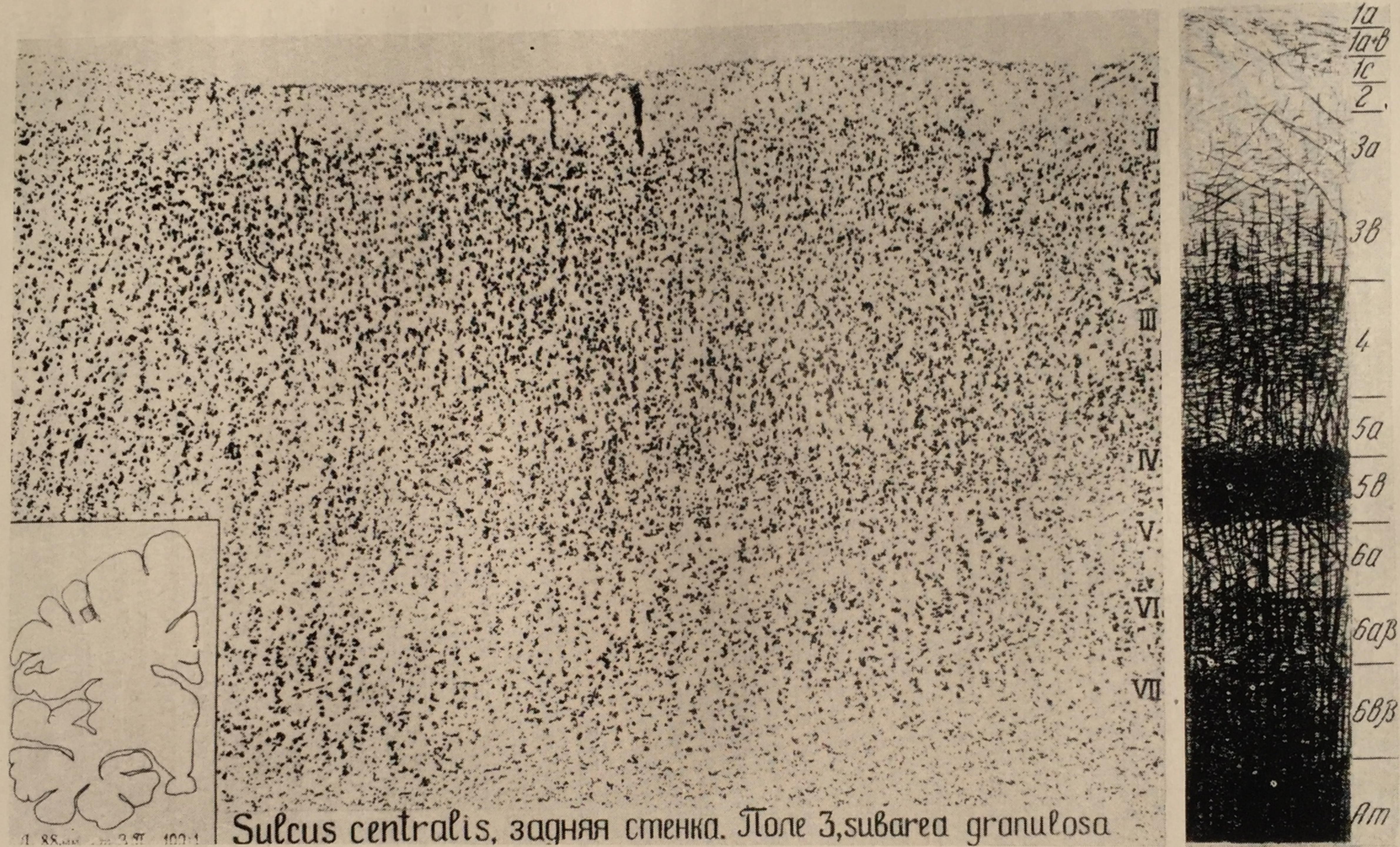


Рис. 70. Цитоархитектоника и миелоархитектоника поля 3 кожнодвигательного анализатора.



наки особенно резко выявлены в поле 3. Поля верхней теменной области характеризуются корой средней ширины, гранулярностью, крупными клетками в слоях III и V, ясной радиальной исчерченностью (рис. 70, 71).

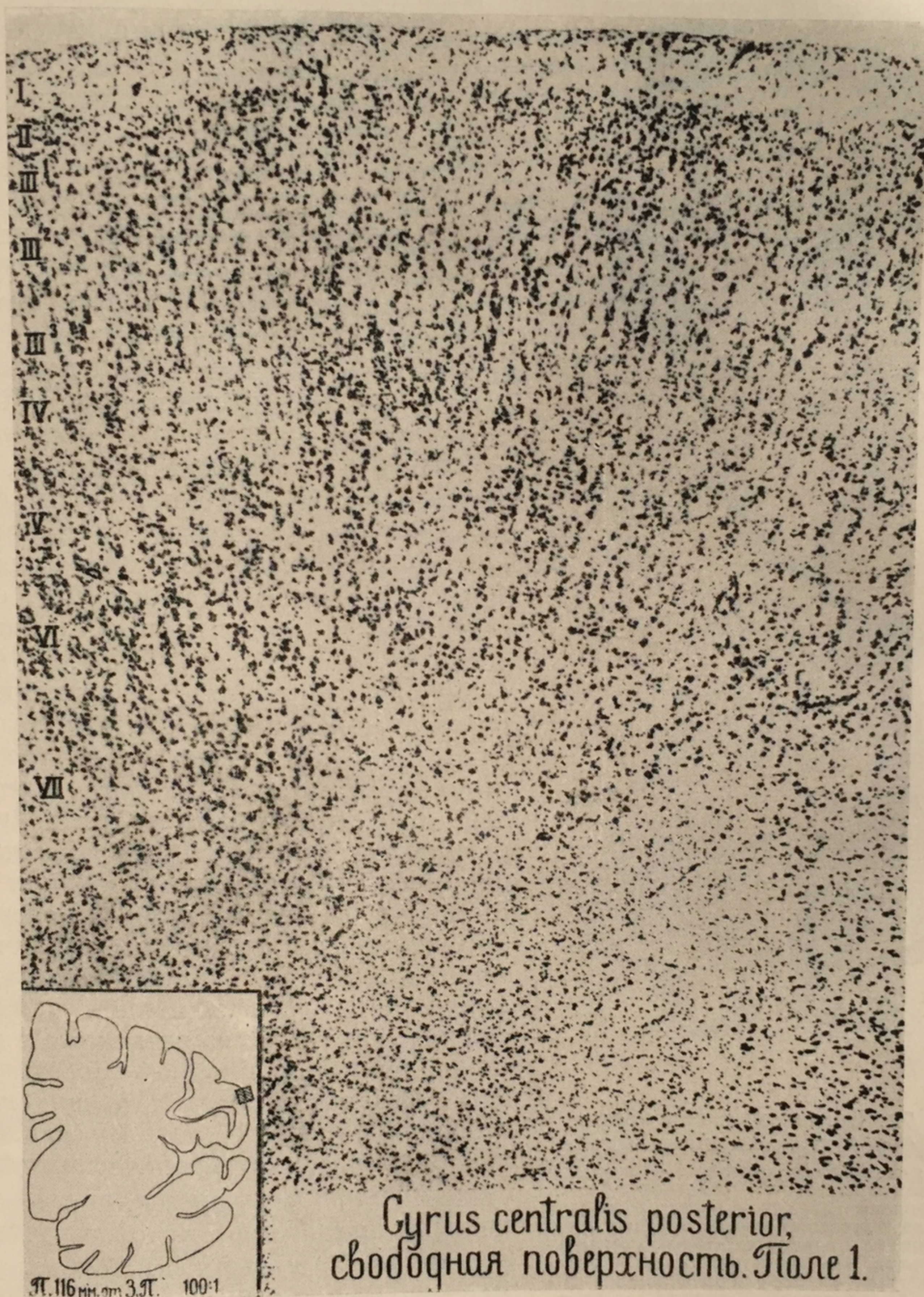


Рис. 71. Цитоархитектоника поля 1 чувствительного анализатора.

### ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Зрительные раздражения воспринимаются специальными элементами сетчатки — палочками и колбочками, от которых раздражение передается через вставочные клетки в ганглиозные клетки, расположен-



ные в глубоких слоях сетчатки. Волокна, выходящие из этих клеток, являются афферентными волокнами зрительного анализатора. При выходе из сетчатки они образуют зрительные нервы (*nervi optici*). На основании мозга зрительные нервы образуют неполный перекрест (*chiasma nervorum optidorum*). Неперекрещивающиеся боковые пучки волокон зрительных нервов и срединные перекрещенные волокна образуют зрительный тракт (*tractus opticus*). По нижней поверхности мозга

зрительный тракт доходит до межзачаточного мозга, где его волокна заканчиваются в наружном коленчатом теле (*corpus geniculatum laterale*), небольшая его часть идет в подушку зрительного бугра (*pulvinar thalami*) и в верхнее двуххолмие (*colliculus superior*). Кроме того, зрительные тракты имеют связь с гипоталамусом и средним мозгом. Изучение структуры нейронов наружного коленчатого тела человека показало, что в четырех верхних мелкоклеточных слоях имеется большое количество небольших или средних, округлых или веретенообразных клеток с короткими, слабо ветвящимися дендритами и длинными аксонами, названными Е. Г. Школьник-Яррос карликовыми клетками наружного коленчатого тела. По ее мнению, такие же клетки встречаются в подслое IV поля 17 человека. От коленчатого тела и частично от подушки начинаются афферентные пути, входящие в состав зрительного сияния (*radiata optica*) или пучка Грасиоле. Эти афферентные волокна заканчиваются в корковом конце зрительного анализатора, расположенном на внутренней поверхности затылочной доли на обеих губах шпорной борозды (*fissura calcarina*) и в прилегающих извилинах — в полях 17, 18, 19 (рис. 72). Общими цитоархитектоническими признаками коркового конца зрительного анализатора являются: относительная узость коры, густота клеточных элементов, мелкоклеточность, слабое отграничение слоя II от слоя III, густота слоя IV и его отграниченность от соседних слоев, просветление слоя V и группирование в колонки слоев VI, VII, резкое отграничение коры от белого вещества (рис. 73, 74).

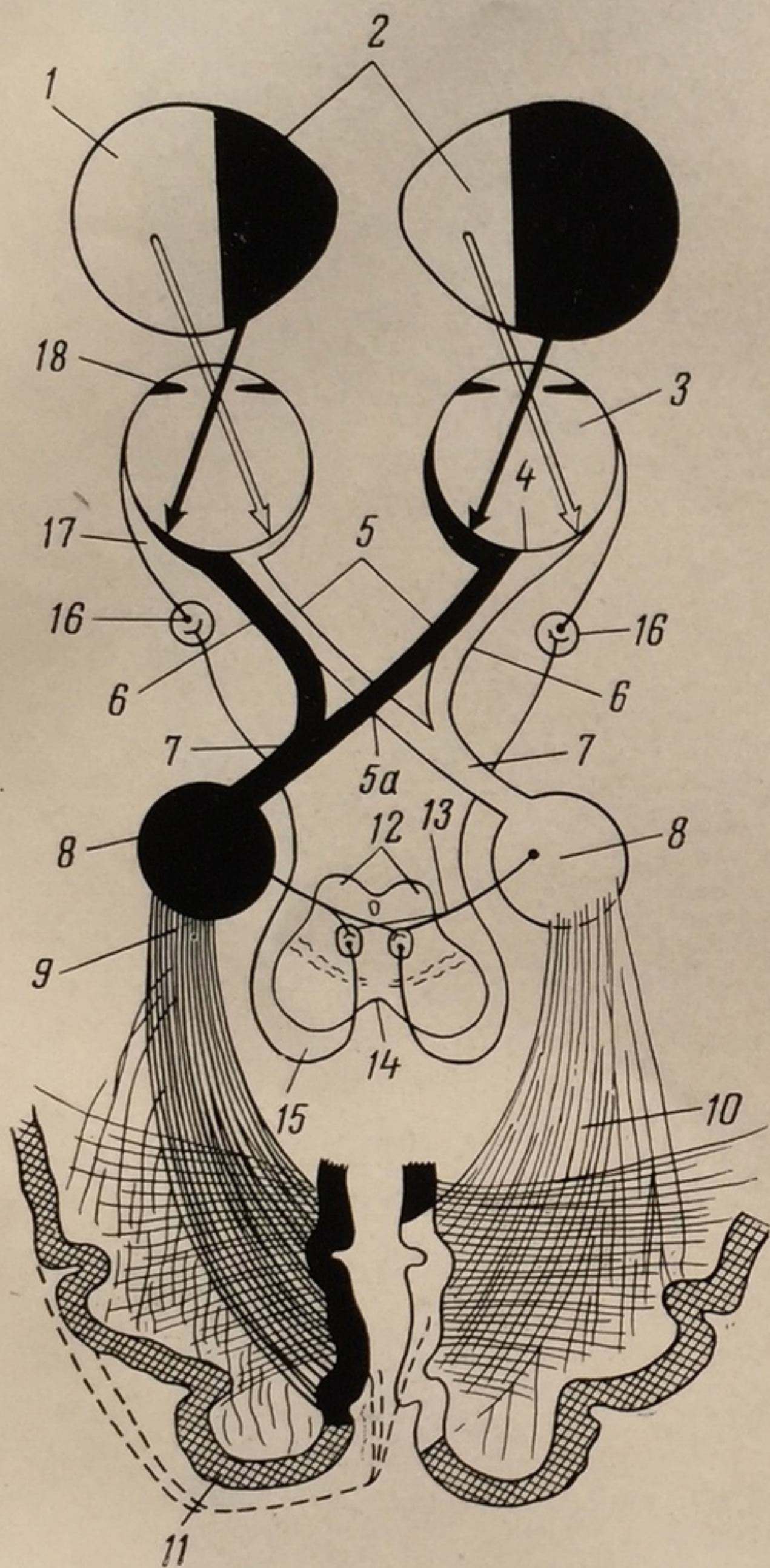


Рис. 72. Зрительный анализатор. Его афферентные волокна и центры. 1 — наружное поле зрения; 2 — внутреннее поле зрения; 3 — глазное яблоко; 4 — сетчатка глаза; 5 — зрительный нерв (волокна, идущие от внутренней половины сетчатки); 5a — перекрест (*chiasma*) зрительных нервов; 6 — зрительный нерв — волокна, идущие от наружной половины сетчатки; 7 — зрительный тракт; 8 — подкорковые зрительные образования: наружное коленчатое тело, подушка зрительного бугра; 9 — поле Вернике; 10 — зрительное сияние; 11 — корковый конец зрительного анализатора; 12 — переднее двуххолмие; 13 — зрительные волокна, идущие к ядру Эддингера-Вестфала (14); 15 — вегетативные волокна, идущие в составе глазодвигательного нерва к цилиарному узлу (16); 17 — цилиарные нервы; 18 — мышцы зрачка.



В то же время на протяжении полей наблюдаются количественные и качественные изменения этих признаков. Поле 17 отличается от других полей 18 и 19 расщеплением слоя IV на 3 подслоя, наличием на уровне слоя IV белой полосы Дженнари или Вик д'Азира, за что это поле получило название *area striata*. Кора полей 18 и 19 несколько шире и клетки крупнее. Поле 19 отличается от поля 18 более ясной радиальной исчерченностью, особенно в слое III, меньшей компактностью

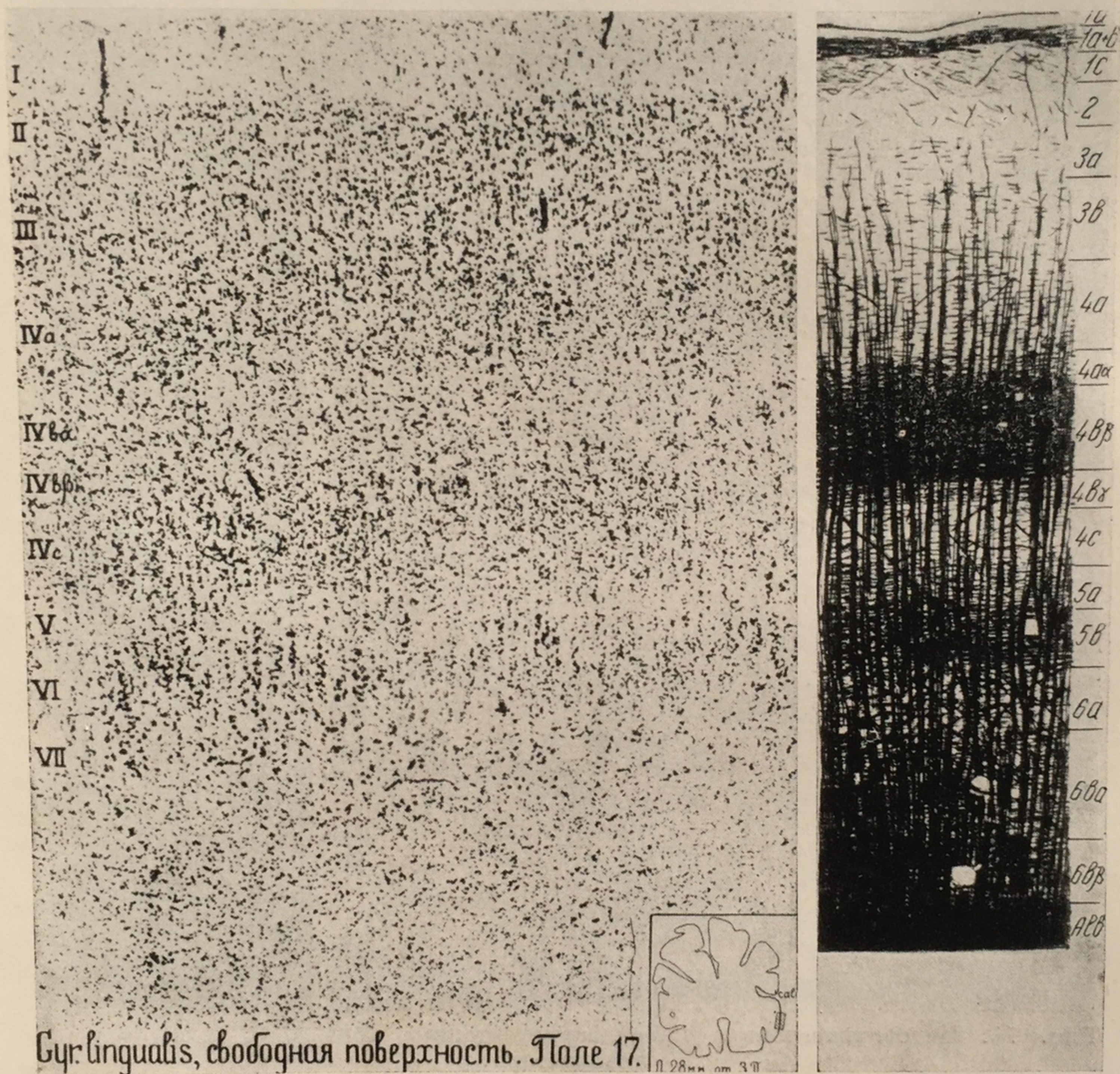


Рис. 73. Цитоархитектоническое и миелоархитектоническое строение коры поля 17 зрительного анализатора.

слоя IV, меньшей густотой слоя VI. Границы между полями 18 и 19 не всегда удается легко выделить вследствие наличия переходных зон.

Цитоархитектоника зрительного анализатора стоит в зависимости от образа жизни животного. Цитоархитектоническое строение зрительной коры и дорсального отдела наружного коленчатого тела у млекопитающих различно: у животных с неразвитым цветовым зрением отсутствуют или мало развиты мелкоклеточные слои в наружном коленчатом теле и отсутствует тропное деление слоя IV поля 17 на 3 подслоя. Так, напри-



мер, Геншен (Henschen, 1930), изучая зрительную кору ночных и дневных обезьян, показал, что у первых, не обладающих цветным зрением, в слое IV поля 17 встречаются лишь большие клетки (размер ядра их 6—8  $\mu$ ), в то время как у дневных обезьян, кроме этих клеток, встречаются клетки малой величины (размер ядра их 4—5  $\mu$ ). По мне-

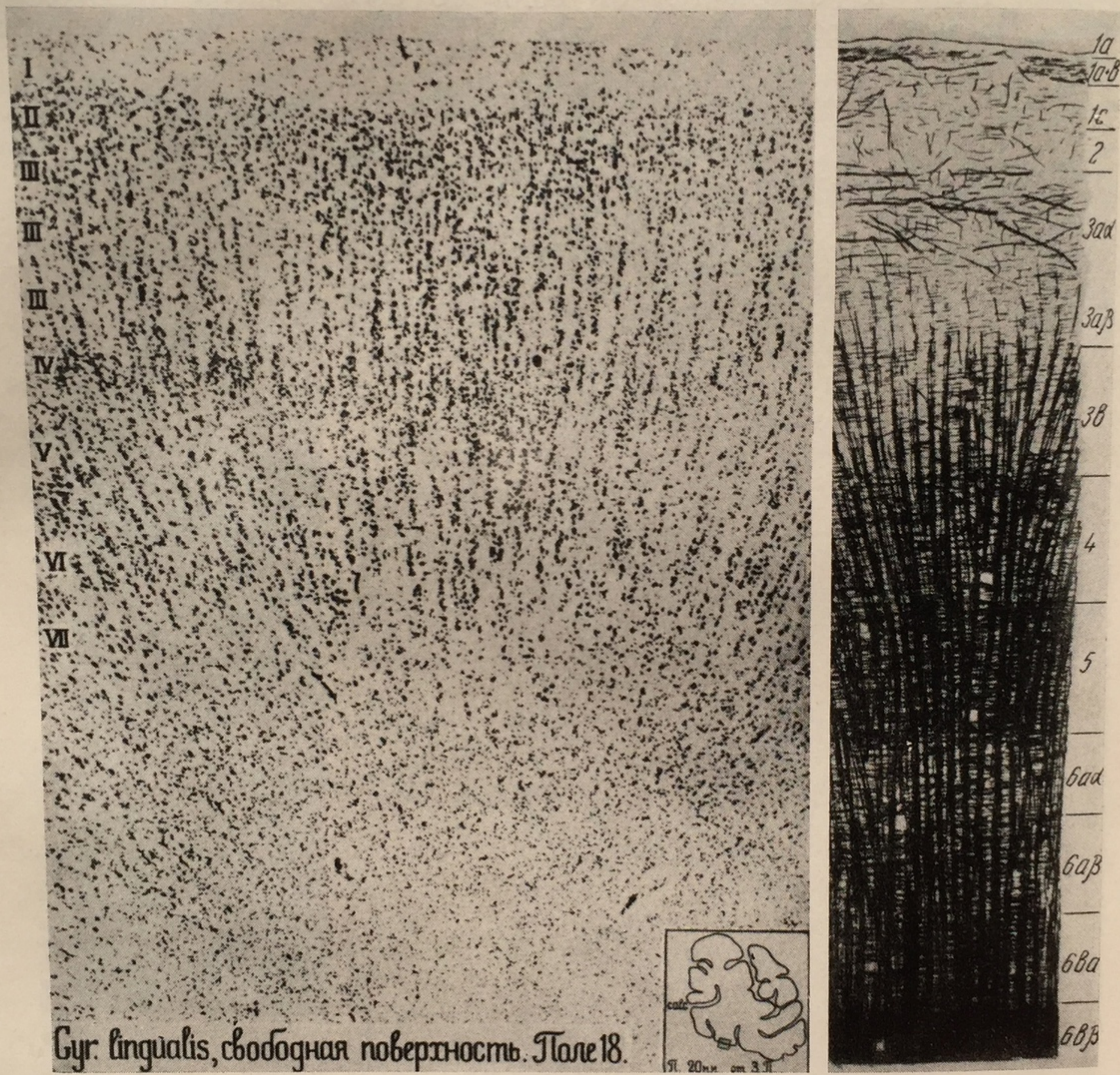


Рис. 74. Цитоархитектоника и миелоархитектоника коры поля 18 зрительного анализатора.

нию Геншена, при помощи последних клеток осуществляется цветоощущение. Такое же различие имеется в цитоархитектонической структуре наружного коленчатого тела.

Кларк (1940), исходя из шестислойного строения наружного коленчатого тела большинства приматов, высказал гипотезу, что 1—2-й его слои являются промежуточными образованиями для путей, анализирующих синий цвет, 3—4-й слои — для путей, анализирующих красный цвет, а 5—6-й слои анализируют зеленый цвет. Эта гипотеза не выдержала экспериментальной проверки. Чанг (Chang, 1952) высказал гипотезу, что импульсы, возникающие в результате раздражения сетчатки



цветовыми раздражителями, избирательно распространяются по трем видам различной величины волокон. Опираясь на исследования О. Лири (O'Leary, 1940), он подчеркивает наличие в наружном коленчатом теле нейронов трех величин, которые совпадают с количеством специальных волокон и основных цветов. Однако и эта гипотеза нуждается в большом экспериментальном подкреплении, чтобы ее можно было считать теорией. И. М. Фрейнгенберг (1953), исследуя изменения нейродинамических процессов у людей во время анализа цвета, пришел к заключению, что они осуществляются при помощи структуры *area striata*; анализ интенсивности цвета осуществляется наружным коленчатым телом. Эта точка зрения отчасти подтверждается клиническими наблюдениями. Многие авторы (Геншен, 1890; Е. П. Кононова, 1926; Н. С. Преображенская, 1954, и др.) показали, что при травмах и опухолях затылочной области человека могут наблюдаться расстройства восприятия цветовых раздражителей.

Е. Г. Школьник-Яррос (1962) высказала гипотезу о наличии в составе зрительного анализатора колбочково-карликовой системы, которая осуществляет восприятие цветового зрения. Несомненно, эта интересная гипотеза нуждается в подтверждении.

Клинические наблюдения показывают, что разрушение волокон, начиная от зрительного нерва и кончая зрительной корой, выявляется в виде различных форм нарушения полей зрения. Раздражение корковых полей зрительного анализатора проявляется в виде простых и сложных галлюцинаций, а в некоторых случаях в виде оптической иллюзии.

Пенфильд и Джаспер (1958) при мозговых операциях под местной анестезией наблюдали при раздражении поля 17 возникновение у больных образов восприятия цвета, изменения степени освещения; при раздражении полей 18 и 19 — простые образы восприятия цвета и света. Все экспериментальные и клинические исследования показали, что предметное зрение у высших позвоночных осуществляется при участии поля 17. Однако имеются наблюдения о возможности образования условных рефлексов на освещение после удаления затылочной области, но выработка новых рефлексов происходит при этом очень медленно. Коровый конец зрительного анализатора осуществляет свою функцию в содружестве с другими областями коры и в первую очередь связан с аналитической функцией височной доли. В опытах на обезьянах было показано, что двустороннее разрушение височной области ведет к нарушению зрительной функции. Прибрам и соавторы (1956) установили, что удаление у обезьян нижневисочного отдела коры ведет к зрительным нарушениям. Такие же нарушения наблюдала Т. А. Меринг (1954). Пенфильд (1954) при разрушении электрическим током височной области отмечал зрительные галлюцинации.

### СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Периферические нейроны слуховых путей входят в состав улиткового корешка слухового нерва (*radix cochlearis n. acustici*). Клеточные тела этих волокон располагаются в спиральном узле, который лежит в костной части улитки. Дендриты этих клеток свободно оканчиваются между слуховыми клетками кортиева органа [Ретциус, 1892; ван Гехухтен (van Gehuchten, 1892)].



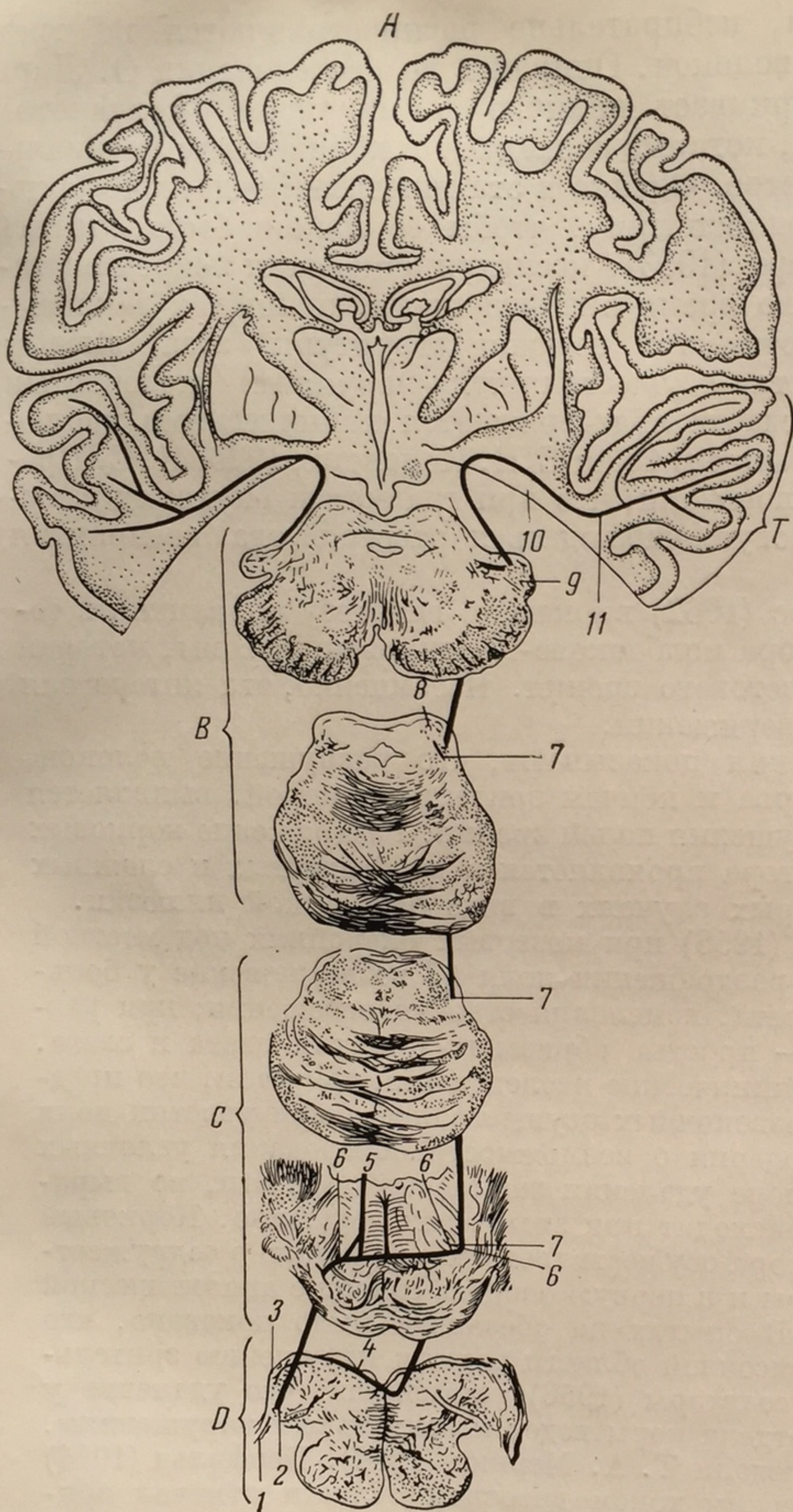


Рис. 75. Слуховой анализатор. Его пути и центры.

А — полушария головного мозга; В — ножка мозга; С — варолиев мост; D — продолговатый мозг; Т — височная доля. 1 — n. acusticus (ramus cochlearis); 2 — nucleus ventralis n. cochlearis; 3 — nucleus dorsalis (tuberculum acusticum n. cochlearis); 4 — striae medullares; 5 — corpus trapezoideum; 6 — oliva superior; 7 — lemniscus lateralis; 8 — corpus bigeminum posterius; 9 — corpus geniculatum mediale; 10 — pars sublenticularis capsulae internae; 11 — центральный слуховой путь и его окончание в височной области.

Аксоны этих клеток собираются вместе, образуя улитковый нерв (задненаружный или кохлеарный корешок слухового нерва). Вступив в ромбовидный мозг, кохлеарный нерв идет дорсально и каудально, кнаружи от веревчатого тела в медиальную часть вентрального слухового ядра (nucleus nervi cochleae ventralis).

Аксоны кохлеарного нерва при входе в вентральное слуховое ядро делятся на восходящую и нисходящую ветви, каждая из которых отдает много коллатералей. Восходящая ветвь короткая и, проходя дорсально и каудально, оканчивается, как правило, в вентральном слуховом ядре. Нисходящая ветвь более длинная. Она идет кзади в каудальную часть вентрального слухового ядра и в слуховой бугорок (nucleus nervi cochlearis dorsalis).

Некоторое количество волокон, по-видимому, идет без перерыва в латеральную петлю.

Из слухового бугорка и вентрального слухового ядра берут начало аксоны нейронов второго порядка, которые идут двумя путями — как через мозговые полоски, так и через трапециевидное тело к области верхнеоливарного комплекса обеих сторон, но преимущественно к проти-

воположной стороне оливы и в ядре третьего порядка, через латеральную петлю некоторых путей.

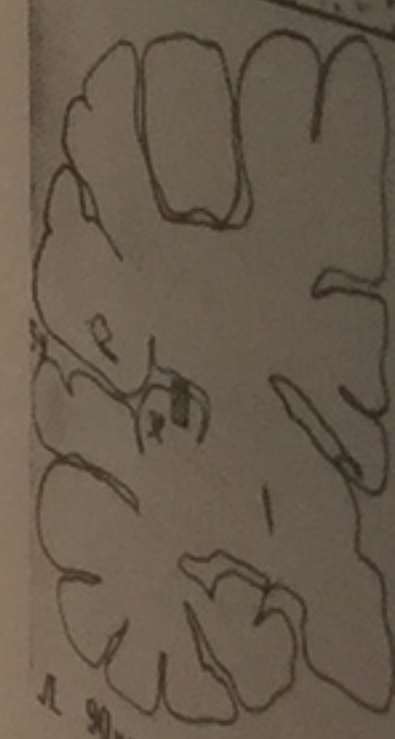


Рис. 76. Цитоархитектура слухового анализатора.

Наряду с вентральным слуховым ядром и слуховым бугорком для связи с височной корой существуют также ретикулярные ядра, отходящие от слухового ядра и бугорка.



воположной стороне. Большое количество волокон оканчивается в верхней оливе и в ядре трапецевидного тела. Другие идут дальше в сопровождении аксонов третьего порядка, возникающих в ядрах верхнеоливарного комплекса, через латеральную петлю к заднему холму четверохолмия. На этом пути некоторое число волокон оканчивается в ядрах латеральной петли.

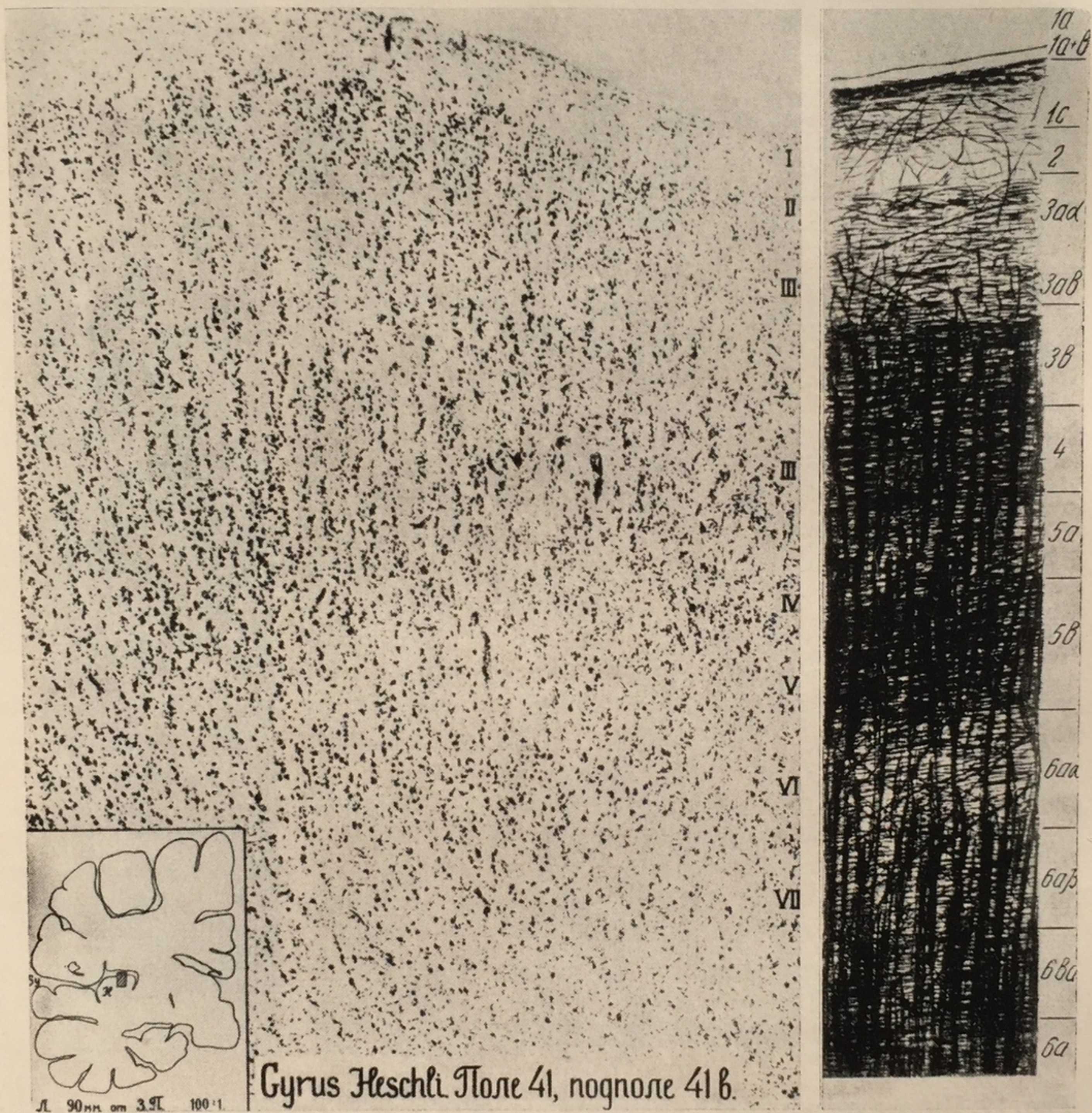


Рис. 76. Цитоархитектоника и миелоархитектоника поля 41 слухового анализатора.

Наряду с проведением слуховых импульсов по основному слуховому пути уже на уровне первичных слуховых ядер имеются возможности для связи с окружающими образованиями ствола. Так, слуховой бугорок через верхнюю слуховую полосу отдает коллатерали в окружающую ретикулярную формацию [Бэрнс, Мегун, Рэнсон (Barns, Magoun, Ranson, 1943)]. Кроме того, имеются указания на связь и с вестибулярным анализатором через волокна вентрального слухового ядра, огибающие веревчатое тело и отдающие коллатерали к вестибулярному ядру Дейтерса [Баркер (Barker, 1899)].



Кроме двух ядер латеральной петли — вентрального и дорсального, у животных описано еще третье ядро латеральной петли — промежуточное, исчезающее у человека (В. П. Зворыкин, 1959).

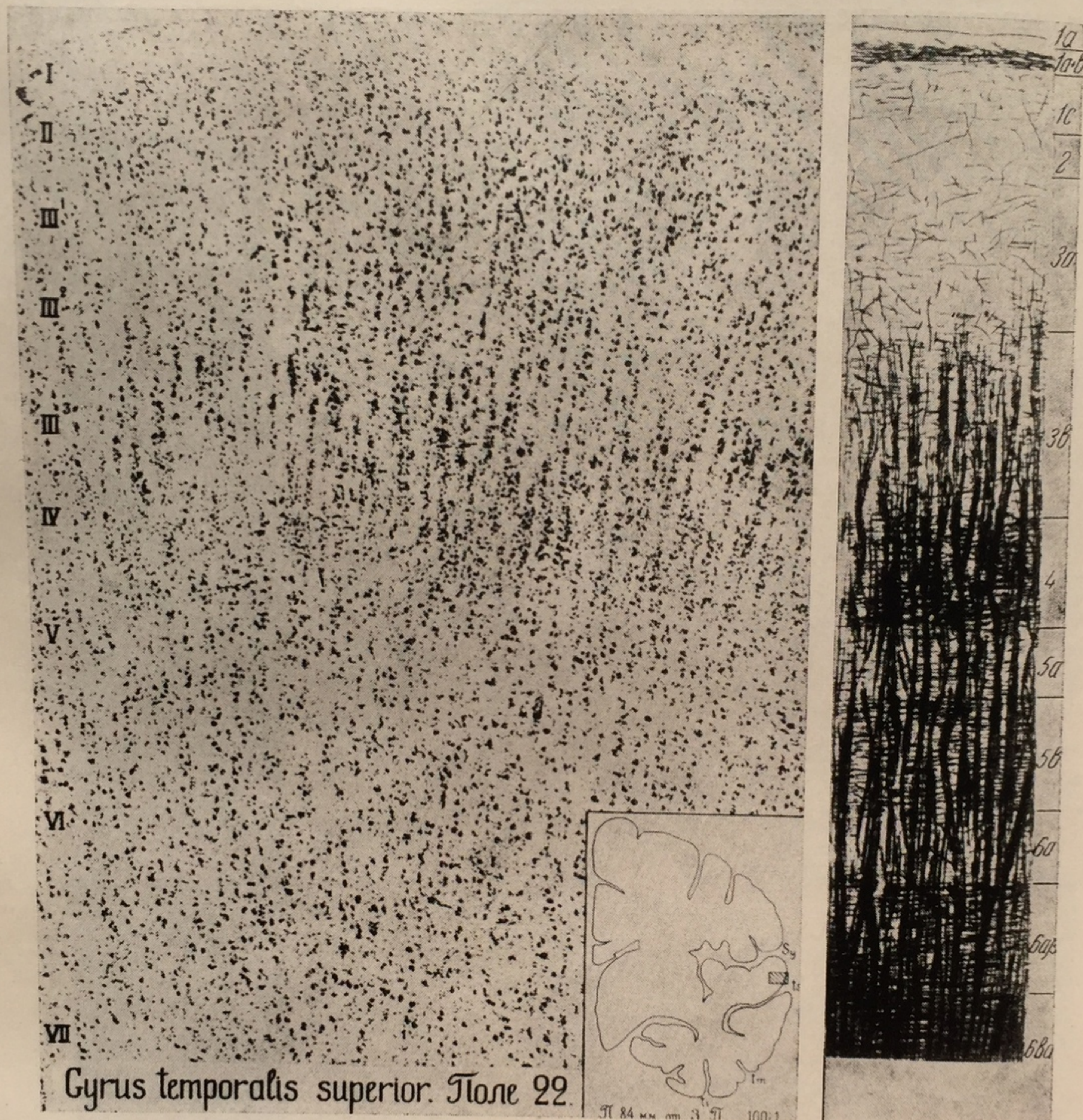


Рис. 77. Цитоархитектоника и миелоархитектоника поля 22 слухового анализатора.

Клетки ядер латеральной петли вступают в связь с огромным количеством коллатералей от волокон латеральной петли. В свою очередь ядра латеральной петли посылают волокна в окружающую ретикулярную формацию [Штотлер (Stotler, 1953)].

Задний или нижний холм четверохолмия может рассматриваться как один из наиболее важных отделов по ходу центральных слуховых путей. В ядре нижнего холма оканчивается, по-видимому, большинство волокон латеральной петли. Часть волокон идет через дорсальную поверхность заднего холма, совершает перекрест с волокнами противоположной стороны (петля Мейнерта) и оканчивается в заднем холме другой



стороны. Другая часть волокон оканчивается в переднем холме четверохолмия. Таким образом, в простейшем виде проводящие слуховые пути состоят минимально из четырех последовательно соединенных нейронов: одного — от кортиева органа до первичных слуховых ядер, другого — от первичных слуховых ядер до нижнего холма четверохолмия, третьего — от нижнего холма до внутреннего коленчатого тела и, наконец, четвертого — от внутреннего коленчатого тела до слуховой коры. Большое количество других подкорковых слуховых образований, в которых прерываются слуховые волокна, позволяет считать, что в составе слуховых путей параллельно идут нейроны различного порядка и поэтому действительное число последовательно соединенных нервов может быть значительно больше.

Кроме основных, описанных уже путей, проводящих звуковые раздражения в центропетальном направлении, были установлены связи с корой мозжечка [Снайдер и Стоуэл (Snider и Stowell, 1944)] и с его червем [Бонне и Бремер (Bonnet и Bremer, 1951)], а электрическое раздражение последнего вызывало ответы в слуховой коре. Таким образом, были установлены дополнительные слуховые пути: улитково-мозжечковые и мозжечково-корковые. Кроме восходящих слуховых мозжечковых связей, были обнаружены и нисходящие, от слуховой коры к червю мозжечка [Гэмпсон (Hampson, 1949)].

Многочисленными работами было показано, что, кроме основного, или так называемого специфического, слухового пути, существует еще одна возможность проникновения звукового импульса в кору — по так называемым неспецифическим, или ретикулярным, слуховым путям [Линдслей, Боуден, Мегун (Lindsley, Bowden, Magoun, 1949); Линдслей, Шрейнер, Ноулз, Мегун (Lindsley, Schreiner, Knowles, Magoun, 1950); Старзль, Тэйлор, Мегун (Starzl, Taylor, Magoun); Мегун, 1952; Френч и Мегун (French, Magoun, 1953)].

Следует отметить, что точные границы корковой зоны слуха до сих пор окончательно не выяснены. У человека и обезьяны к этой области, по-видимому, имеют преимущественное отношение поля 41, 41/42 и 22.

Кора поля 41, расположенного на верхней поверхности верхней височной извилины, характеризуется средней шириной, густоклеточными и широкими слоями II, III, IV, мелкоклеточностью слоя V в виде светлого пояса, почти лишенного крупных клеток. Кзади и внутри располагается поле 42, в котором мелких клеток несколько меньше — выделяется крупноклеточный подслой III<sup>3</sup>, а в слое V появляются отдельные крупные клетки; радиальная исчерченность выражена более отчетливо. Поле 22 расположено на наружной поверхности верхней височной извилины. Его кора более широка, чем в полях 41 и 42, отличается большим полиморфизмом клеток, широким, густоклеточным, радиально исчерченным верхним этажом, более широким и крупноклеточным слоем V (рис. 76, 77).

Однако последние экспериментальные исследования позволяют думать, что корковый конец слухового анализатора человека и обезьяны значительно обширнее, чем представляли ранее.

При оценке роли отдельных частей слухового анализатора в функции слуха до последнего времени недостаточно учитывается роль слуховой подкорки. Экспериментальные исследования, выполненные методом условных рефлексов, показали сложные взаимосвязи коры и под-



корки в осуществлении слуховых процессов. Эволюционно-морфологические исследования выявили отчетливую зависимость между морфологией слуховой подкорки и различиями в слухе млекопитающих и, в частности, их способностью воспринимать ультразвуки (В. П. Зворыкин, 1957, 1959, 1962).

Слуховой анализатор имеет и эфферентные волокна, которые образуют оливо-кохлеарный пучок, описанный Расмуссеном (Rasmussen, 1953). С. Н. Хечинашвили (1958) также предполагает, что к нейроэпителиальным клеткам полукружных каналов и преддверия подходят эфферентные волокна. Кроме того, с достоверностью установлено, что из коркового отдела анализатора идет некоторое количество кортикофугальных волокон обратно в коленчатое тело. Физиологическую роль этих волокон пока не удалось установить. Функциональное значение отдельных частей слухового анализатора (исключая периферическую часть) изучено недостаточно. Известно, что поражение коленчатого тела или латеральной петли может выявляться некоторым снижением слуха. Разрушение нижнего двухолмия не сопровождается потерей слуха: по-видимому, эти образования участвуют в двигательнo-слуховых рефлексгах (движения ушей, поворот головы в сторону слухового раздражения). По данным М. Розенцвейга (Rosenzweig, 1951), в слуховой зоне коры и в медиальном коленчатом теле представительство уха противоположной стороны больше зоны представительства уха одноименной стороны. А. Г. Иванов-Смоленский и Т. М. Мануйлова (1925), используя различные звуки в качестве условных раздражителей и последовательно учащая их, показали, что распространение торможения по корковому концу слухового анализатора происходит по проекции кортиева органа. Пенфильд и Расмуссен (Penfield, Rasmussen, 1950) показали, что раздражение коркового конца слухового анализатора вызывает у больных ощущение звона, гудения, треска, шуршания, чириканья, стука. Эти ощущения проецируются больными в обоих ушах, но в очаге, противоположном раздражению, такие ощущения сильнее. Иногда при раздражении этой области наблюдаются измененное восприятие тембра голоса собеседника и слуховые галлюцинации.

### ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Рецепторы вестибулярного анализатора расположены в трех полукружных каналах. В каждом канале имеется особый выступ-гребешок (*crista ampularis*), в котором находятся чувствительные нейроэпителиальные клетки бокаловидной формы, на поверхности которых имеются волоски. Последние погружены в полупрозрачную студенистую массу. Нейроэпителиальные клетки имеют связи с дендритами вестибулярного узла (*gangl. vestibulare Scarpe*). Аксоны этого узла образуют вестибулярный нерв. Кроме того, Б. Н. Кловский обнаружил группы клеток, находящихся в самом вестибулярном нерве (*nucleus intraradicularis*). Вестибулярный нерв вступает в ствол около веревчатого тела и, не доходя до дна IV желудочка, V-образно разделяется на нисходящие и восходящие волокна. Нисходящие волокна оканчиваются в ядре нисходящего корешка (*nucleus radialis Roller*), в треугольном ядре и в ядре Дейтерса. Восходящие волокна большей своей частью оканчиваются в ядре Бехтерева, меньшей, перейдя его, идут в кровельное ядро



мозжечка. В. С. Пономарев подробно изучил топографию и архитектуру этих ядер: по клеточному строению близки между собой треугольное ядро и ядро Бехтерева. Б. Н. Клосовский установил наличие комиссуральных волокон между ядрами. Ядра вестибулярного нерва имеют анатомические связи с многочисленными отделами спинного и головного мозга. От ядра Дейтерса начинаются волокна неперекрещенного вестибуло-спинального пучка Левенталя, заканчивающиеся в клетках передних рогов. По вестибуло-спинальному пучку распространяются импульсы от вестибулярного аппарата к мускулатуре шеи, туловища и отчасти конечностей. От этого же ядра направляются волокна в задний продольный пучок противоположной стороны. Эти волокна являются перекрещенными связями вестибуло-спинальных импульсов. Связи вестибулярных ядер с глазодвигательными осуществляются при помощи перекрещенных и неперекрещенных вестибуло-глазодвигательных волокон, входящих отчасти в задний продольный пучок. От треугольного и нисходящего ядра волокна перекрещиваются, от ядра Бехтерева они не перекрещиваются. От ядра Дейтерса волокна отходят только в спинной мозг. Ван Гехухтен (1937) допускал, что из ядра Дейтерса идут волокна, направляющиеся в латеральную часть заднего продольного пучка. Повреждение вестибуло-глазодвигательных волокон нередко проявляется в возникновении различных видов нистагма (горизонтального, вертикального, ротаторного). Механизм возникновения этих нистагмов неодинаков (Б. Н. Клосовский). Задний продольный пучок является системой восходящих и нисходящих волокон, при помощи которых осуществляются рефлекторные связи между вестибулярными и глазодвигательными ядрами, спинным мозгом и мозжечком.

Вестибулярные ядра имеют связи (*tractus vestibuloreticularis*) с важнейшими образованиями вегетативного отдела нервной системы и, в частности, с ядрами X пары черепно-мозговых нервов. Эти связи являются морфологическим субстратом таких сложных рефлекторных актов, как тошнота и рвота. При помощи волокон этого пучка осуществляется передача импульсов раздражений рецепторных образований вестибулярного аппарата в дыхательные и сосудистые центры. От вестибуло-ретикулярного пучка идут многочисленные коллатерали к ядрам ретикулярной формации — неспецифические пути вестибулярного анализатора. Существует предположение о наличии вестибуло-вегетативных связей на уровне диэнцефальной области (О. Г. Агеева-Майкова). Несомненно существуют вестибуло-вегетативные связи и в коре головного мозга. Наличие этих связей позволило Н. А. Балковской, А. И. Яроцкому и А. В. Жукович выработать вегетативно-вестибулярные условные рефлексы.

Еще более многочисленные и тесные связи имеет вестибулярный анализатор с мозжечком. Волокна вестибулярного анализатора входят в мозжечок через нижнюю мозжечковую ножку. Эти волокна являются не только непосредственными пучками вестибулярного корешка, но и волокнами, идущими от вестибулярных ядер. Волокна вестибулярного корешка оканчиваются в кровельном ядре. Этот факт дает основание многим авторам считать данное ядро вестибулярным [Б. Н. Клосовский, Ингвар (Ingvar)]. Некоторые волокна вестибулярного анализатора оканчиваются в зубчатом ядре.

Из мозжечка направляются волокна к ядрам Роллера и Дейтерса. Важно отметить, что из ядер крыши мозжечка исходит большой крюч-



ковидный пучок Рюсселя, отдающий волокна ядру Бехтерева, треугольному, Дейтерса, ядрам ретикулярной субстанции, ядру VI нерва и верхней оливе. Волокна пучка Рюсселя входят в состав заднего продольного пучка. Этот пучок является субстратом важных рефлекторных процессов, ориентировочных движений и точной кинетики. Нодулофлокулярная часть (*nodulus, flocculus, uvula, linguli*) мозжечка является субстратом вестибулярного анализатора. В этих частях не только оканчиваются афферентные волокна вестибулярного анализатора, от этих частей начинаются некоторые его эфферентные волокна (Л. Б. Литвак). В этих частях, по-видимому, осуществляется замыкание дуг рефлексов, осуществляющих при помощи волокон вестибулярного анализатора и примитивный анализ вестибулярных раздражений. Чемберс и Спрег (Chambers и Sprague) в 1955 г. высказали предположение, что весь червь является субстратом вестибулярной функции.

Многочисленные исследования по связям вестибулярного анализатора с сетевидными образованиями ствола были использованы некоторыми авторами для важных обобщений. Так, например, по мнению С. Н. Хечинашвили, связи вестибулярных ядер с сетевидной субстанцией настолько интимны, что можно говорить об едином вестибулярном комплексе продолговатого мозга и моста, в который в качестве компонентов входят вестибулярные ядра и нейроны сетевидной субстанции. Возникает законный вопрос, не является ли такая точка зрения использованием нейропильной теории для объяснения частных закономерностей взаимоотношений ретикулярной формации и вестибулярного анализатора.

Представительство вестибулярного анализатора в коре головного мозга в должной степени не изучено. В настоящее время нет основания сомневаться в существовании коркового конца вестибулярного анализатора и в том, что импульсы при раздражении рецепторов вестибулярного анализатора распространяются до коры (как и раздражения других анализаторов) по специфическим и неспецифическим системам. Доказательством передачи вестибулярных импульсов по неспецифическим системам являются опыты Н. С. Благовещенской, которая при одновременном раздражении вестибулярного аппарата калоризацией и записи биотоков коры головного мозга наблюдала диффузные двусторонние изменения электрической активности, сходные с изменениями, наблюдаемыми при раздражении ретикулярной субстанции.

Наличие представительства вестибулярного анализатора в коре подтверждается экспериментами образования условных рефлексов на вращение (А. В. Жукович, А. Х. Миньковский, Н. А. Попов, С. Н. Хечинашвили), экспериментами, устанавливающими изменения вестибулярных рефлексов после замораживания или удаления отдельных участков коры головного мозга (С. А. Злотников, Н. Ф. Тюмянцев, А. Н. Крестовников), а также результатами исследования состояния вестибулярной функции при избирательном воздействии фармакологических средств на кору головного мозга (М. А. Лахман, М. С. Медведовский и И. Н. Невский).

Анатомические пути, по которым вестибулярные импульсы достигают коры, также не изучены. Предположение, что они идут через задний продольный пучок и зрительный бугор, нуждается в проверке. В среднем мозгу вестибулокортикальный путь изучен только до задних бугров четверохолмия. Он оканчивается в зрительном бугре около вну-



тренного коленчатого тела. В свою очередь этот участок имеет связи с височной областью коры.

Расположение коркового конца вестибулярного анализатора не установлено. По-видимому, он не представлен единой зоной, а рассеян по всей коре. Этим и объясняется тот факт, что в литературе нет единого мнения о локализации коркового отдела вестибулярного анализатора. Одни авторы считают, что он локализуется в лобной доле, другие — в теменной, третьи — в височной, четвертые — в височной и теменной, пятые — в височной и лобной. О. Г. Агеева-Майкова локализует корковый отдел вестибулярного анализатора в заднем отделе второй височной извилины, что подтверждается изменениями биотоков этой области при раздражении рецепторов вестибулярного аппарата. Изучение взаимоотношений между двигательным и вестибулярным анализатором (Э. Ш. Айрапетьянц и В. А. Кисляков, 1959) при помощи методики условных рефлексов показало, что они функционируют в едином комплексе при формировании установочной реакции, направленной на поддержание равновесия и нормального положения тела животного в пространстве. Взаимовлияние между вестибулярным и двигательным анализатором осуществляется также и в спинном мозгу.

Среди работ о развитии вестибулярного анализатора в онтогенезе следует отметить исследования Г. А. Образцовой, изложенные в небольшой монографии «Формирование вестибулярной функции в онтогенезе» (1961). Она показала, что односторонняя экстирпация лабиринта в эмбриональный период у кролика вызывает понижение мышечного тонуса в конечностях на оперированной стороне и что тоническая функция лабиринта появляется в онтогенезе раньше, чем стато-кинетическая.

### ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Периферическая часть обонятельного анализатора находится в полости носа в области верхнего носового хода в слизистой, отличающейся своей толщиной и желтовато-коричневой окраской. Расположенные здесь обонятельные клетки обладают несколькими ресничками, обращенными в полость носа, от центрального полюса этих клеток отходят безмякотные волокна, образующие обонятельные нити (*fila olfactoria*). Обонятельные нити проходят через отверстия решетчатой кости, попадают в полость черепа и оканчиваются свободными разветвлениями около клеток обонятельной луковицы (*bulbus olfactorius*), где помещается второй нейрон. От митральных клеток обонятельной луковицы начинается обонятельный тракт (*tractus olfactorius*). В центральной части этого тракта имеются клеточные скопления, в которых прерывается часть волокон тракта. Обонятельные луковицы и обонятельные тракты обеих сторон соединяются друг с другом при помощи передней комиссуры. Волокна обонятельного тракта направляются к обонятельной области (вторичным обонятельным центрам). В области переднего продырявленного пространства (*subst. perforata anterior*) обонятельный тракт делится на три обонятельные полосы: латеральную (*stria olfactoria lateralis*), промежуточную (*stria olfactoria intermedia*) и медиальную (*stria olfactoria medialis*). Латеральная полоска заканчивается в коре вентральной поверхности мозгового полушария (рис. 78). Промежуточная полоска заканчивается в переднем продырявленном пространстве.



Медиальная полоска переходит в коленчатую извилину (*gyr. geniculatis*). Вторичные обонятельные центры посылают импульсы к ядрам мозгового ствола и межуточного мозга при помощи ряда путей. Так, от обонятельного тракта и переднего продырявленного вещества идет основной обонятельный пучок, достигающий области сосковидных тел (*corp. mammilaria*), причем часть его волокон прослеживается до сетчатого вещества (*subst. reticularis*) среднего мозга (рис. 78).

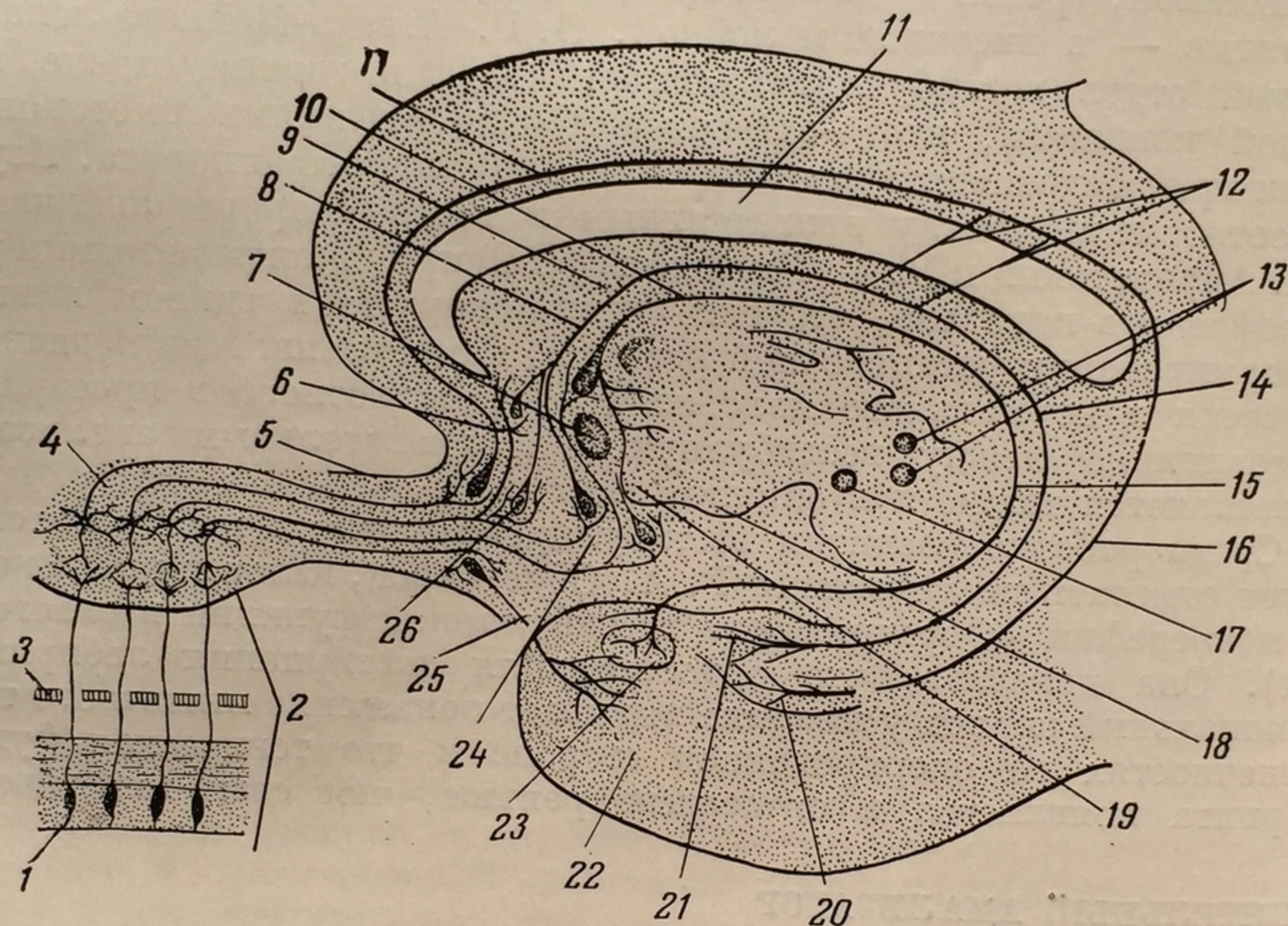


Рис. 78. Обонятельный анализатор. Его пути и центры.]

1 — обонятельные клетки в слизистой оболочке полости носа; 2 — периферический обонятельный путь; 3 — *lamina cribrosa*; 4 — *bulbus olfactorius*; 5 — *tractus olfactorius*; 6 — *septum pellucidum*; 7 — *commissura alba anterior*; 8 — *nucleus anterior thalami optici*; 9, 14 — *fornix*; 10, 15 — *tractus semicircularis*; 11 — *stria Lancisii*; 12 — *fibrae perforantes*; 13 — *gangl. dorsale et profundum tegmenti*; 16, 20 — *fascia dentata*; 17 — *gangl. interpedunculare*; 18 — *corpus mamillare*; 19 — *tuber cinereum*; 21 — *fimbria*; 22 — *gyrus olfactorius lateralis*; 24 — *substantia perforata anterior*; 25 — *striae olfactoriae laterales*; 26 — *trigonum olfactorium*.

Часть волокон отделяется от основного обонятельного пучка под названием обонятельного пути. Уздечки (*tract. olfacto-habenularis*) присоединяются к мозговой полоске зрительного бугра (*stria medullaris thalami*) и в ее составе достигают узла уздечки (*g. habenulae*).

От переднего продырявленного вещества идут также волокна к миндалине (*amygdala*) височной доли (рис. 78).

Третичными обонятельными центрами, возможно, являются кора аммонова рога и кора гиппокамповой извилины, хотя в последнее время это вызывает сомнение (рис. 79 и 80).

### ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Вкусовые ощущения воспринимаются особыми аппаратами — так называемыми вкусовыми луковицами, или почками, расположенными в слизистой оболочке языка, миндалин, задней стенки глотки, на передних



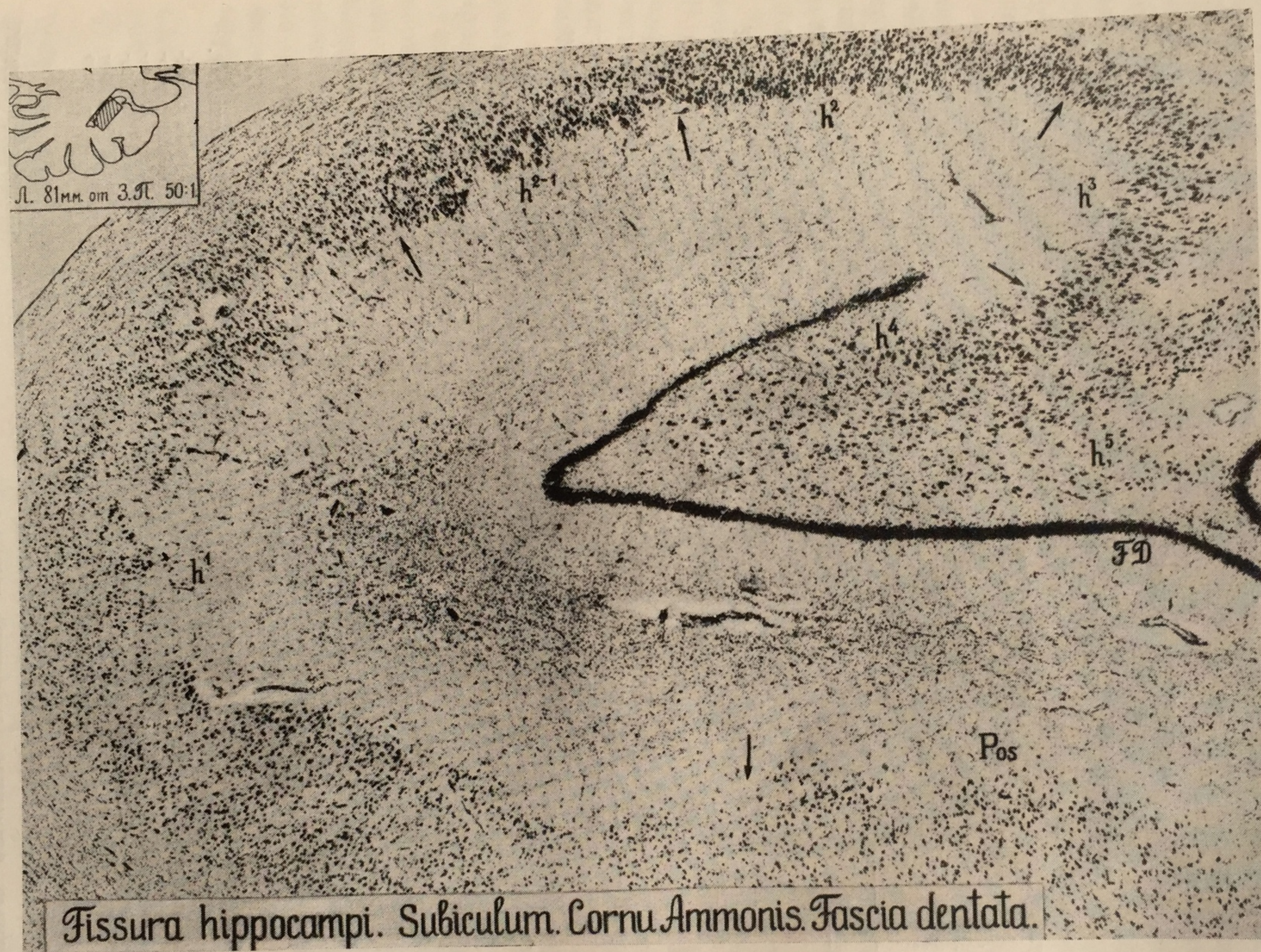


Рис. 79. Fissura hippocampi. Subiculum. Cornu Ammonis. Fascia dentata.



небных занавесках и на мягком небе сзади языка. У человека различаются следующие сосочки с вкусовыми луковицами: желобоватые сосочки (*papillae vallatae*), листовидные сосочки (*papillae foliatae*) и грибовидные сосочки (*papillae fungiformes*). Желобоватые сосочки (от 6 до 12) располагались на границе задней и средней трети языка. В каждой сосочке насчитывается около 250 вкусовых луковиц.

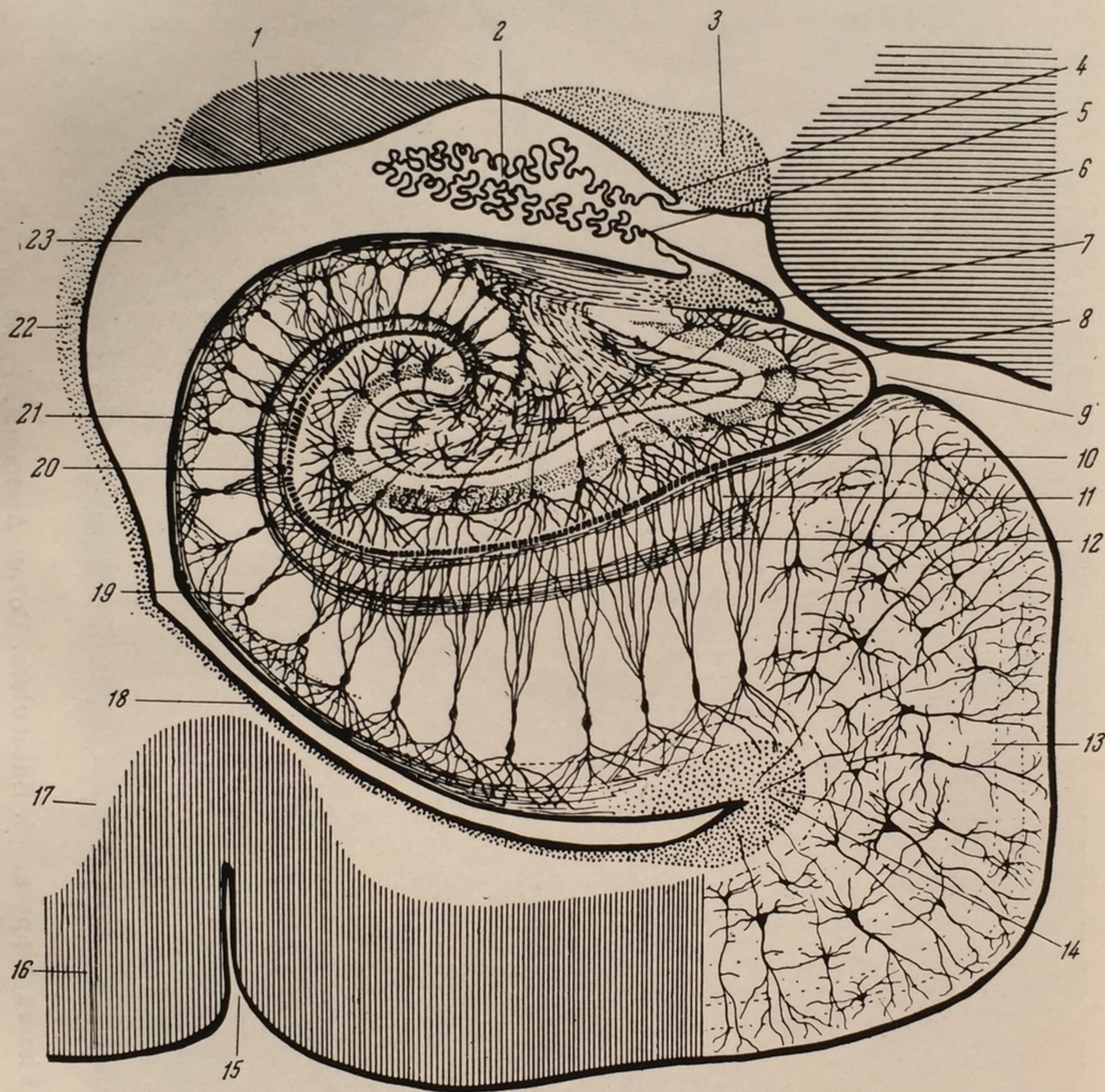


Рис. 80. Фронтальный разрез коркового конца обонятельного анализатора (схема).

1 — cauda nuclei caudati; 2 — plex. chorioidea partis lat. ventric. telencephali; 3 — stria terminalis; 4 — taenia chorioidea; 5 — taenia fimbriae; 6 — corp. geniculat. lat.; 7 — fimbria hippocampi; 8 — gyr. dentatus; 9 — fissura hippocampi; 10 — lamina medullaris involuta; 11 — lamina zonalis; 12 — stratum lacunosum; 13 — gyr. hippocampi; 14 — cingulu; 15 — fissura collateralis; 16 — gyr. occipitotemp. lat.; 17 — subst. medullaris; 18 — stratum collaterale; 19 — hippocampus; 20 — stratum moleculare des gyr. dentatus; 21 — alveus; 22 — tapetum; 23 — pars temporalis partis at. ventric. telencephali.

На боковой поверхности языка в виде складок слизистой лежат листовидные сосочки, каждый из которых содержит до 20 вкусовых луковиц. Грибовидные сосочки располагаются на дорсальной поверхности языка одиночно и неравномерно.

Для вкусового анализатора не имеется специальных вкусовых нервов, как для других анализаторов. Вкусовые волокна на своем пути



от вкусовых луковиц к центральной нервной системе присоединяются к нескольким черепно-мозговым нервам. Основная масса этих волокон идет через лицевой и языкоглоточный нервы. Клетки периферических вкусовых нейронов, иннервирующих передние  $\frac{2}{3}$  языка, располагаются в коленном узле (*ganglion geniculi*), лежащем в том месте, где лицевой нерв образует колено. Периферические отростки вкусовых клеток в составе барабанной струны (*chorda tympani*) достигают язычного нерва (*n. lingualis*), являющегося ответвлением третьей ветви тройничного нерва, и в его составе достигают вкусовых луковиц. Центральные отростки вкусовых клеток коленного узла в составе промежуточного нерва Врисберга (*n. intermedius Wrisbergi*) вступают в стволовую часть головного мозга. Здесь они направляются каудально и оканчиваются около клеток ядра одиночного пучка (*nucleus terminalis fasciculi solitarii*).

Клетки периферических вкусовых нейронов, иннервирующих заднюю треть языка и глотку, миндалины, небо, располагаются в чувствительном узле языкоглоточного нерва — каменистом узле (*g. petrosum*). Периферические отростки этих клеток по языкоглоточному нерву направляются к вкусовым луковицам указанной области, а центральные в составе языкоглоточного нерва — в продолговатый мозг и оканчиваются около клеток ядра одиночного пучка.

Клетки периферических нейронов, иннервирующих глотку и надгортанник, располагаются в чувствительных узлах блуждающего нерва (*ganglion jugulare* и *ganglion nodosum*). Периферические отростки этих клеток направляются в составе блуждающего нерва к вкусовым луковицам упомянутых областей, а центральные отростки вместе с волокнами блуждающего нерва вступают в продолговатый мозг, где оканчиваются около клеток ядра одиночного пучка.

Ядро одиночного пучка представляет собой клеточное скопление, имеющее вид длинного столба. Последний тянется на протяжении всего продолговатого мозга. В наиболее ростральной части ядра одиночного пучка оканчиваются вкусовые волокна, идущие в составе тройничного нерва. Каудальнее оканчиваются вкусовые волокна из лицевого нерва, еще более каудально — из языкоглоточного и блуждающего нервов. Следует отметить, что клеточные группы одиночного пучка, в которых оканчиваются вкусовые волокна, занимают не все ядро одиночного пучка, а только его большую переднюю часть. В меньшей каудальной части оканчиваются проводники общей чувствительности висцерального типа, идущие в составе языкоглоточного и блуждающего нервов.

Роль тройничного нерва в передаче вкусовых раздражений с передних  $\frac{2}{3}$  языка, по-видимому, весьма невелика, так как экстирпация гассерова узла (*g. Gasseri*) заметным образом не сказывается на функции вкуса.

От клеток ядра одиночного пучка начинаются волокна второго нейрона, часть волокон которого сразу перекрещивается. Этот перекрест располагается в ретикулярной формации. После перекреста вкусовые волокна присоединяются к внутренней петле (*lemniscus medialis*) и направляются к зрительному бугру, где, по-видимому, оканчиваются в вентральном и медиальном его ядрах. Часть волокон оканчивается в сосковидном теле (*corpus mamillare*). У рыб и амфибий Геррик (Herrick) проследил пучок волокон из одиночного пучка в гипоталамическую область.



Из зрительного бугра возникают волокна, оканчивающиеся в корковом центре вкуса. Однако локализация его еще весьма спорна. Одни авторы локализуют его в височной доле вблизи обонятельного центра (гиппокампова извилина и аммонов рог). Другие предполагают, что корковый конец вкусового анализатора располагается в нижней части центральных извилин, т. е. в коре покрывки (*operculum Rolandi*).

### ИНТЕРОЦЕПТИВНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Через 2 года после установления существования двигательной зоны в коре полушарий В. Я. Данилевским и французским физиологом Боше-фонтемом (*Bochefontaine*) одновременно были опубликованы первые исследования о влиянии определенных участков коры на функции внутренних органов. В дальнейшем исследования в этом направлении проводились В. М. Бехтеревым, Н. А. Миславским и американским физиологом Оттом (*Ott*). В павловской лаборатории зародилось учение об интероцептивном анализаторе (К. М. Быков). Морфофизиологической структуре этого анализатора посвящены исследования В. Н. Черниговского, И. А. Булыгина, Э. Ш. Айрапетьянца и их сотрудников. В настоящее время в коре собак установлены зоны *n. pelvici* и *n. pudendi*. У кошек были определены точки коры, раздражение которых вызывало изменения в кровообращении, дыхании и моторной функции пищеварительного тракта. Морфологические исследования не выявили цитоархитектонических особенностей этих областей. С. И. Гальперин пришел к заключению, что премоторные зоны больших полушарий головного мозга участвуют в дифференцировании адекватных слабых механических раздражений рецепторов желудка и кишечника. Однако после двустороннего удаления премоторных зон могут быть образованы условные пищевые интероцептивные рефлексy. По его мнению, премоторные зоны осуществляют контроль за ретикулярной субстанцией промежуточного мозга. Им же было установлено (1960), что афферентные импульсы из рецепторов пищеварительного канала вызывают трофические изменения в головном мозгу. Недостаточно изучены отделы субстрата интероцептивного анализатора, расположенные в спинном мозгу.

Изучение анатомических связей между лимбической областью и промежуточным мозгом, изучение развития структуры этой области в филогенезе (Н. И. Цинда и И. А. Замбрыцкий), а также результаты электроэнцефалографии при экспериментальных исследованиях функции лимбической области [Смит, Вард (*Ward*), Кремер (*Kremer*), Леннокс (*Lennox*) и др.] показали, что она является субстратом интероцептивного анализатора и имеет большое значение в регуляции висцеральных функций.

В то же время лимбическая система, по мнению ряда исследователей, играет важную роль в механизмах высшей нервной деятельности.

\* \* \*

Наиболее сложный анализ и синтез комплексных раздражений, сочетанных из раздражений, адресованных к различным анализаторам, осуществляется в зонах перекрытия различных анализаторов.

В настоящее время на основании цитоархитектонических, филогенетических исследований можно назвать только два анализатора, перекрытие которых осуществляется их ядрами. Это двигательный и



чувствительный анализаторы. Цитоархитектонически зона перекрытия этих анализаторов представлена полями 5 и  $\frac{3}{4}$ , содержащими признаки того и другого анализатора (гранулярность и гигантские пирамидные клетки Беца).

Зоны перекрытия других анализаторов образуются за счет перекрытия рассеянных элементов многих анализаторов. Сюда относится, например, нижнетеменная область (поля 39, 40), где осуществляется перекрытие рассеянных элементов по меньшей мере 3 анализаторов — зрительного, чувствительного (поверхностная и глубокая чувствительность) и двигательного. Такие зоны для каждого из этих анализаторов осуществляют относительно простой анализ и синтез по сравнению с ядром. Однако осуществление анализа и синтеза комплексных раздражений здесь представляется наиболее сложным. Эти зоны являются специфическими, в наиболее развитом виде они встречаются только у человека. Наличие зон перекрытия анализаторов выдвигает в физиологическом, морфологическом, биохимическом и клинико-морфологическом плане новую научную проблему — проблему взаимоотношения и взаимодействия анализаторов между собой. Эта проблема уже сейчас привлекает многочисленных исследователей (О. С. Адрианов, Э. Ш. Айрапетянц с сотрудниками и др.). Важность этой проблемы можно показать на примере хотя бы одного анализатора — двигательного. Современными экспериментально-морфологическими и клинико-морфологическими работами показано, что в состав пирамидного пути входят волокна от различных цитоархитектонических полей и областей мозга. Это подтверждает наличие рассеянных элементов двигательного анализатора на всей территории новой коры мозга, откуда и берет начало почти половина волокон пирамидного пути. Таким образом, нарушение любого анализатора в эксперименте или в клинике сочетается с нарушениями двигательного анализатора.

Однако деятельность двигательного анализатора состоит не только в анализе и синтезе кинестетических раздражений. Двигательный анализатор, кроме того, осуществляет претворение в двигательную форму деятельности всех других анализаторов. Какими морфологическими путями и физиологическими законами это сочетание деятельности различных анализаторов осуществляется? Какова роль каждого анализатора в таком взаимодействии? Все эти вопросы могут быть разрешены с дальнейшим усовершенствованием методики исследований, с применением новейших достижений современной химии и физики в виде электронного микроскопа, гистохимических исследований, люминесцентной микроскопии и др.

Эксперименты по анализу влияния хирургического разобщения локализационных зон коры между собой на условные рефлексy были начаты в 30-х годах Э. А. Асратяном (1937) и его сотрудниками — А. М. Прессманом (1938, 1939), Ф. М. Титовым, В. В. Яковлевой, В. П. Благовещенской (1939), а затем в той или иной форме были проделаны Э. С. Толмасской (1941, 1949), Н. Н. Дзидзишвили (1956), Б. Н. Клосовским (1958), М. М. Хананашвили (1958, 1962). Проводя разобщение передних половин полушарий от задних у собак, эти авторы в большинстве случаев могли наблюдать сохранение выработанных до операции условных рефлексов. Аналогичные результаты за рубежом были получены Лешли (Lashley, 1954), Сперри (Sperry, 1947); Сперри,



Майнер и Майерс (Sperry, Miner, Myers, 1955) в работах на кошках и обезьянах, а также Эвартсом (Evarts, 1952), Вейдом (Wade, 1952) и др.

Некоторые ученые (Сперри, Эвартс, Пенфильд и Г. Джаспер, 1954; Прибрам, 1961) сделали заключение о том, что в интегративной деятельности мозга так называемые ассоциативные, или горизонтальные, системы связей не имеют существенного значения и что для этой деятельности более важную роль приобретают вертикально организованные (подкорково-корковые, корково-подкорковые) связи.

Подобные выводы преждевременны и упрощают понимание взаимодействия анализаторов.

При изучении проблемы замыкания различных условных рефлексов (О. С. Адрианов и Т. А. Меринг, М. М. Хананашвили) необходимо учитывать морфологическую структуру определенного рефлекторного акта, глубину и уровень разобщения анализаторов между собой, а также характер механизма образования рефлекса, который зависит от сложности применяемых условных раздражений, особенности той или иной методики условных рефлексов и т. д.

Э. С. Толмасской (1941, 1949) было показано, что операция разобщения корковых зон, существенно не изменяя динамики условных секторных рефлексов, может привести к нарушениям условной двигательной реакции, выработанной по методике так называемого активного выбора, когда собака должна выбирать одну из двух кормушек в зависимости от предъявляемого условного раздражителя. Н. Н. Дзидзишвили (1956) обнаружил, что условные двигательные-оборонительные рефлекс у собак после операции восстанавливаются позднее, чем двигательные пищевые.

В 1953 г. О. С. Адриановым было показано, что двигательная область коры полушарий мозга собаки имеет важное значение в обеспечении точной и срочной установки на восприятие и анализ зрительного сигнала. Позднее М. М. Хананашвили (1962) подтвердил данный вывод, показав наряду с этим, что для осуществления зрительной функции существенным фактом является целостность связей зрительной области с другими областями мозга. Им было показано также, что полный перерыв ассоциативных путей между двигательным и зрительным анализатором нарушает их взаимодействие, особенно при сложных формах условнорефлекторной деятельности.

В 1952 г. О. С. Адриановым и Т. А. Меринг проводились исследования по взаимодействию анализаторов у собак. Особенностью этих работ было использование в качестве индикатора такого взаимодействия условных рефлекс на комплексные раздражители, компоненты которых адресовались к разобщенным анализаторам и систематически угашались. Проводился серийный морфологический контроль результатов операции. Т. А. Меринг (1960) обнаружила, что у собак после разобщения ядра слухового анализатора по толще коры и белого вещества полушарий от остальных корковых областей нельзя получить отчетливого угашения компонентов положительного звуко-зрительного или кожно-звукового комплексного раздражителя. При этом у животного нередко возникало тяжелое невротическое состояние вплоть до появления судорожных припадков.

В исследованиях О. С. Адрианова (1960, 1961, 1962) было показано, что полное двустороннее разобщение ядер кожного и зрительного анали-



затворов между собой вплоть до боковых желудочков больших полушарий, не устраняя принципиальной возможности совместной работы разобщенных анализаторов, сопровождается в ряде случаев снижением подвижности нервных процессов и может по-разному сказываться на условных рефлексах в зависимости от примененной методики. Так, операция чаще приводит к нарушению тормозных условных рефлексов, чем положительных в условиях пищевой методики свободного передвижения; в серии работ с пищевыми условными рефлексам, включающими секреторный и локальный двигательный компоненты (подъем лапы), первое время после операции, наоборот, было обнаружено падение величин секреторного и особенно двигательного компонентов рефлексов на положительные раздражители. Особенно значительно после разобщения мог снижаться уровень оборонительных условных рефлексов на положительные раздражители. Пороги безусловной оборонительной реакции при этом возрастали. Эти изменения могли зависеть как от индивидуальных особенностей нервной системы животных и «фона» их деятельности до операции, так и от глубины и направления разреза в коре и белом веществе полушарий, степени вовлечения в поражение или во вторичные изменения структур коры, таламокортикальных и иных связей, участвующих в реализации различных форм безусловной реакции.

Таким образом, у животных с разобщением корковых концов анализаторов между собой выявлялась отчетливая зависимость условнорефлекторной деятельности от структурной и функциональной организации той или иной безусловной реакции, на базе которой формируется интегративная деятельность. С другой стороны, для замыкания условных рефлексов немаловажное значение имеет особенность функционирования самого воспринимающего условное раздражение анализатора, определяемая деталями его нейронного строения, связей, развитием его стволовых, подкорковых и корковых отделов. Это было показано О. С. Адриановым и Т. А. Меринг (1955), Н. С. Поповой (1960). Необходимо отметить, что операция по удалению различных отделов зрительного и слухового анализаторов приводит далеко к неравнозначным результатам. Разрушение коркового конца зрительного анализатора или его подкоркового отдела — наружного коленчатого тела (М. М. Хананашвили, 1962) — ведет к резкому нарушению анализа зрительных условных рефлексов.

По данным ряда авторов и, в частности, Т. А. Меринг (1962), аналогичное разрушение корковой слуховой зоны или его подкоркового отдела — внутреннего коленчатого тела — не вызывает существенного снижения уровня звуковых условных рефлексов. Для этого необходимо либо перерезать центральный слуховой путь, либо разрушить заднее двухолмие. В. П. Зворыкин показал, что заднее двухолмие у хищных развито значительно сильнее, чем переднее двухолмие, разрушение которого не ведет к серьезным нарушениям зрительных условных рефлексов (Сперри с сотрудниками, 1947).

Изучение взаимодействия анализаторов свидетельствует о несомненном значении проекционных (вертикально-организованных) подкорково-корковых и корково-подкорковых звеньев рефлекторной дуги в процессах замыкания. Ассоциативные (горизонтальные) системы корковых связей также должны играть известную, хотя пока еще и не вполне



изученную, роль в сложных проявлениях аналитико-синтетической деятельности.

Встает проблема дальнейшего изучения специфического характера этих связей, особенно в филогенетическом аспекте. Если у хищных (кошка, собака) длинные ассоциативные связи, по-видимому, развиты незначительно, то у обезьяны, а тем более у человека они достигают большого развития. Опыты Е. С. Неклюдовой (1961), проведенные на низших обезьянах в Сухумском институте экспериментальной патологии и терапии, показали возникновение некоторых нарушений поведения у этих животных после глубокого двустороннего разобщения кожного и двигательного анализаторов от зрительного и слухового при сохранении основных проявлений условнорефлекторной деятельности.

В клинике давно известно явление, получившее название «транскортикальной сенсорной афазии», в основе которого может лежать нарушение связей слухоречевого анализатора с остальными участками коры большого мозга. А. С. Арутюнова и С. М. Блинков (1954) наблюдали у больного с повреждением крючковидного пучка (соединяющего височную и лобную доли) увеличение скрытого периода реакции движения руки в ответ на звуковой стимул. У высокоорганизованных животных и особенно у человека проведение нервных импульсов по сложным многосинаптическим интеркортикальным связям может играть существенную роль в обеспечении интегративной деятельности мозга наряду с проекционными системами связей.

Большое значение имеют интракортикальные и интеркортикальные связи в интегральной деятельности центральной нервной системы.

Опыты с разобщением корковых территорий между собой не подтверждают гипотезу, что высшим центром интеграции, обеспечивающим сложность замыкательной функции, является какая-то узлокализованная структура в коре или в подкорке или в стволе мозга (типа «центрэнцефалической системы» или ретикулярной формации).

О. С. Адрианов (1960) показал, что операция глубокого разобщения корковых концов анализаторов между собой может сопровождаться значительными ретроградными изменениями клеток как специфических, так и многих так называемых неспецифических таламических ядер; при этом, однако, условнорефлекторная деятельность принципиально может осуществляться. Первичное поражение структур медиального таламуса, включающих ряд так называемых неспецифических образований, или локальные повреждения ретикулярной формации мозгового ствола не ведут к уничтожению условных рефлексов или даже к большим изменениям в них. Ретикулярная формация при формировании условного рефлекса играет определенное значение, однако характер замыкательной функции определяется процессами, протекающими преимущественно в специфических анализаторных системах (Л. Г. Трофимов, Н. Н. Любимов, Т. С. Наумова и др.).

Изучение механизмов так называемой неспецифической активирующей афферентной системы выявило, что она, по-видимому, обеспечивает своеобразный общий фон функционального состояния коры мозга, что оказывает влияние на механизмы взаимодействия анализаторов в процессе осуществления различных условных связей или целых стереотипных сложных реакций.



## 5 глава

### НЕЙРОННЫЕ СТРУКТУРЫ И МЕЖНЕЙРОННЫЕ СВЯЗИ

В своей знаменитой статье «Ответ физиолога психологам» И. П. Павлов в 1932 г., говоря о дальнейших задачах изучения высшей нервной деятельности, подчеркивал: «Конечно, самая сложная и огромная работа предстояла и предстоит относительно центральной станции, а из частей центральной станции — в серых частях ее и из серых частей — в коре больших полушарий. Работа эта касается как самой видимой конструкции, так и динамических явлений, в ней происходящих, причем все время, конечно, не теряется из виду неперенная связь конструкции с динамикой»<sup>1</sup>.

И. П. Павлов, говоря о трудностях исследования в этой области, писал, что «конструкция этой части все еще остается в высшей степени запутанной и темной».

Пятидесятые годы XX столетия — начало быстрого развития микрофизиологии и начало ультрамикроскопического изучения мозга и нервов. Особенно значительно обогатились наши представления о нейронах и межнейронных связях периферической и центральной нервной системы. Изучено не только морфологическое многообразие рецепторов — воспринимающих аппаратов нервной системы, но и в некоторой степени раскрыто функциональное значение этих механизмов (Б. И. Лаврентьев, 1955) (рис. 81 и 82).

Меньшие достижения в изучении структурных образований высших отделов центральной нервной системы в известной мере обусловлены уровнем развития современных методов фиксации и окраски мозговой ткани. Серебряный метод Гольджи и его различные модификации по сути дела являются единственным методом, позволяющим выявить силуэтные особенности нейрона, его дендритов и аксона.

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 2, М.—Л., 1951, стр. 116.



Изучение этих нейронных структур и их связей помогает создать правильную классификацию образований центральной нервной системы и их функциональное значение.

Высшие отделы центральной нервной системы и в особенности кора головного мозга характеризуются разнообразием форм нейронов (Г. И. Поляков, 1960).

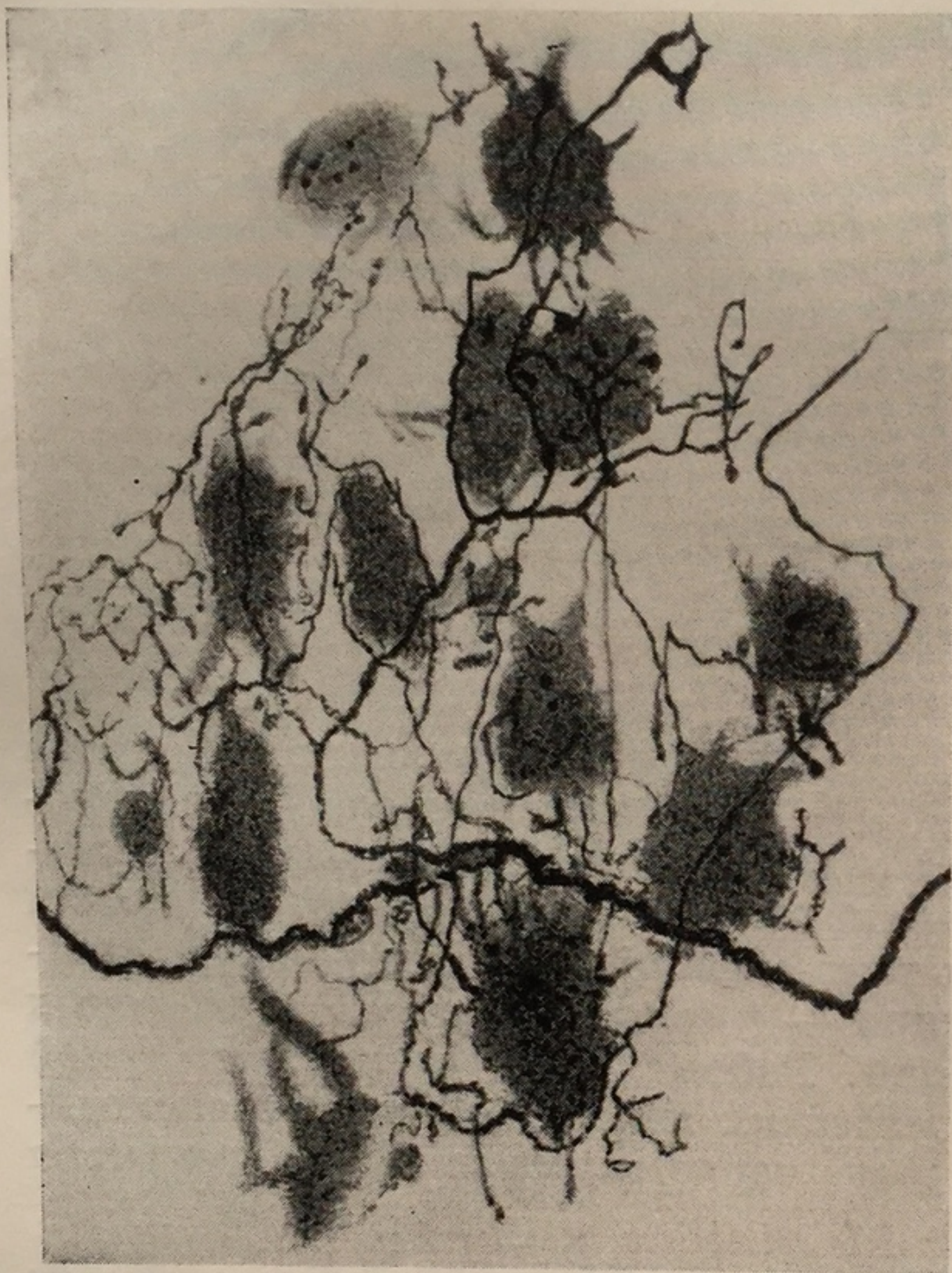


Рис. 81. Собака. Нервный узел ауэрбаховского сплетения пищевода. 24 часа после перерезки блуждающего нерва. От одного толстого нервного волокна происходят многочисленные ветви, образующие перицеллюлярные аппараты на каждом нейроне. Заметна начинающаяся дегенерация синапсов и отрыв некоторых концевых пластинок синапсов. Фиксатор АФА (импрегнация по методу Бильшовского — Грос-Лаврентьева).

веретенообразные (С. А. Саркисов, 1949; Г. И. Поляков, 1949; Е. Г. Школьник-Яррос, 1950; Г. П. Жукова, 1953) (рис. 83). Наряду с этими типами нейронов нередко встречаются формы нейронов с разнообразными дендритными и аксонными разветвлениями. Возможно, что эти нейроны являются какими-то переходными формами между основными тремя типами клеток коры больших полушарий.

Многочисленные дендритные и аксонные разветвления нейронов коры с большим разнообразием коллатералей, идущих во всех направлениях, являются морфологическими структурами, осуществляющими связи по вертикали и горизонтали между различными слоями коры, по-видимому, обеспечивающими механизмы интеграции различных анали-

Многие формы нейронов в подкорковых образованиях описаны Т. А. Леонтович (1954, 1959). Г. И. Поляков (1959) показал особенности развития нейронов коры в онтогенезе мозга человека.

Рамон-и-Кахал разделил все нейроны коры на две группы: нейроны с длинными аксонами и нейроны с короткими аксонами. У нейронов первой группы аксоны имеют нисходящее направление за пределами серого вещества, они идут, образуя волокна белого вещества, к различным подкорковым образованиям или к другим областям коры. Для второй группы нейронов характерны нисходящие и восходящие аксоны. Однако нейроны с нисходящим коротким аксоном не выходят за пределы коры. В слое I встречаются так называемые горизонтальные нейроны с горизонтальным длинным аксоном, который может иметь протяженность несколько миллиметров.

В коре следует различать три основных типа нейронов — пирамидные, звездчатые и

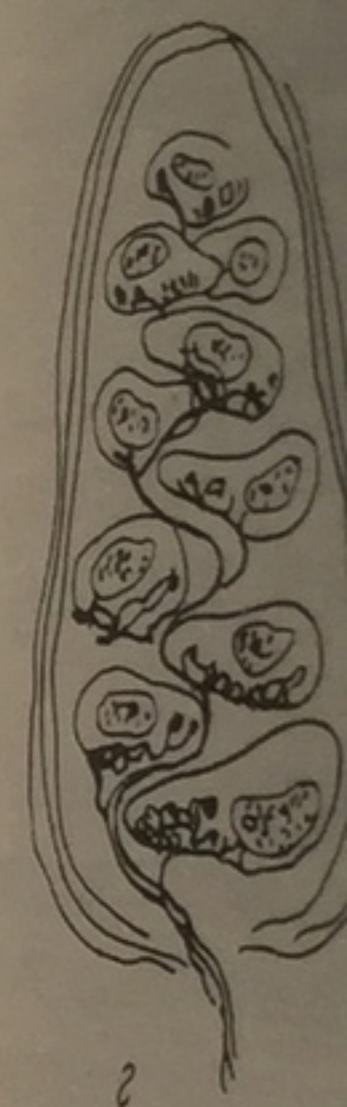
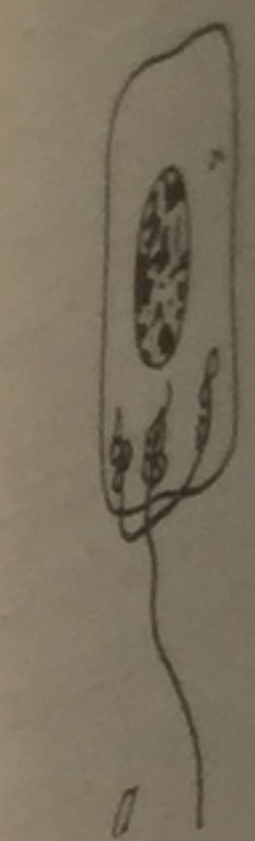
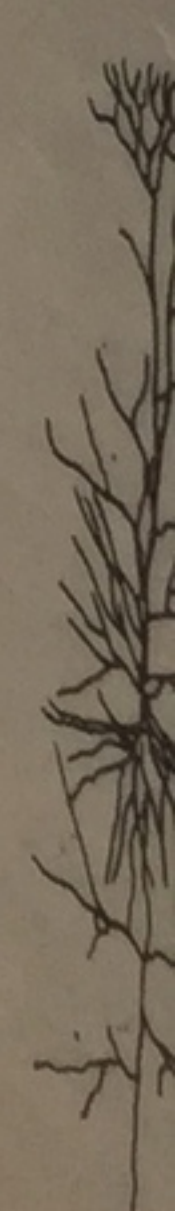


Рис. 82. Поляков  
а — схема восходящего  
б — вкусовая  
г — мейснерова





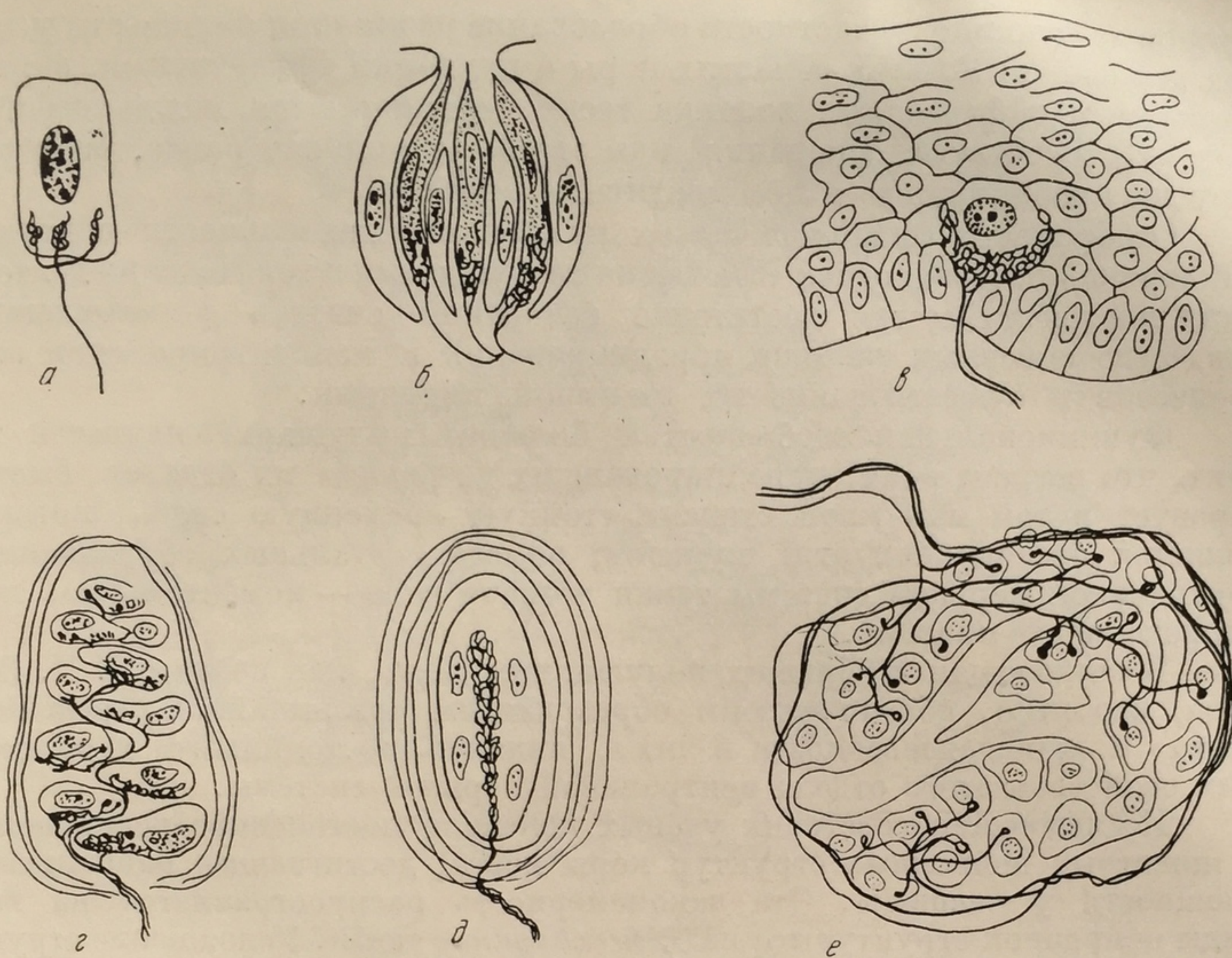


Рис. 82. Полусхематическое изображение некоторых рецепторных аппаратов.

*a* — схема взаимоотношений между специальной клеткой и окончанием нервного волокна;  
*б* — вкусовая «луковица»; *в* — меркелевские «диски» в многослойном плоском эпителии;  
*г* — мейснерово тельце; *д* — инкапсулированное нервное окончание (типа Гербста, Краузе);  
*е* — хеморецептор (glomus caroticum) (по Лаврентьеву).

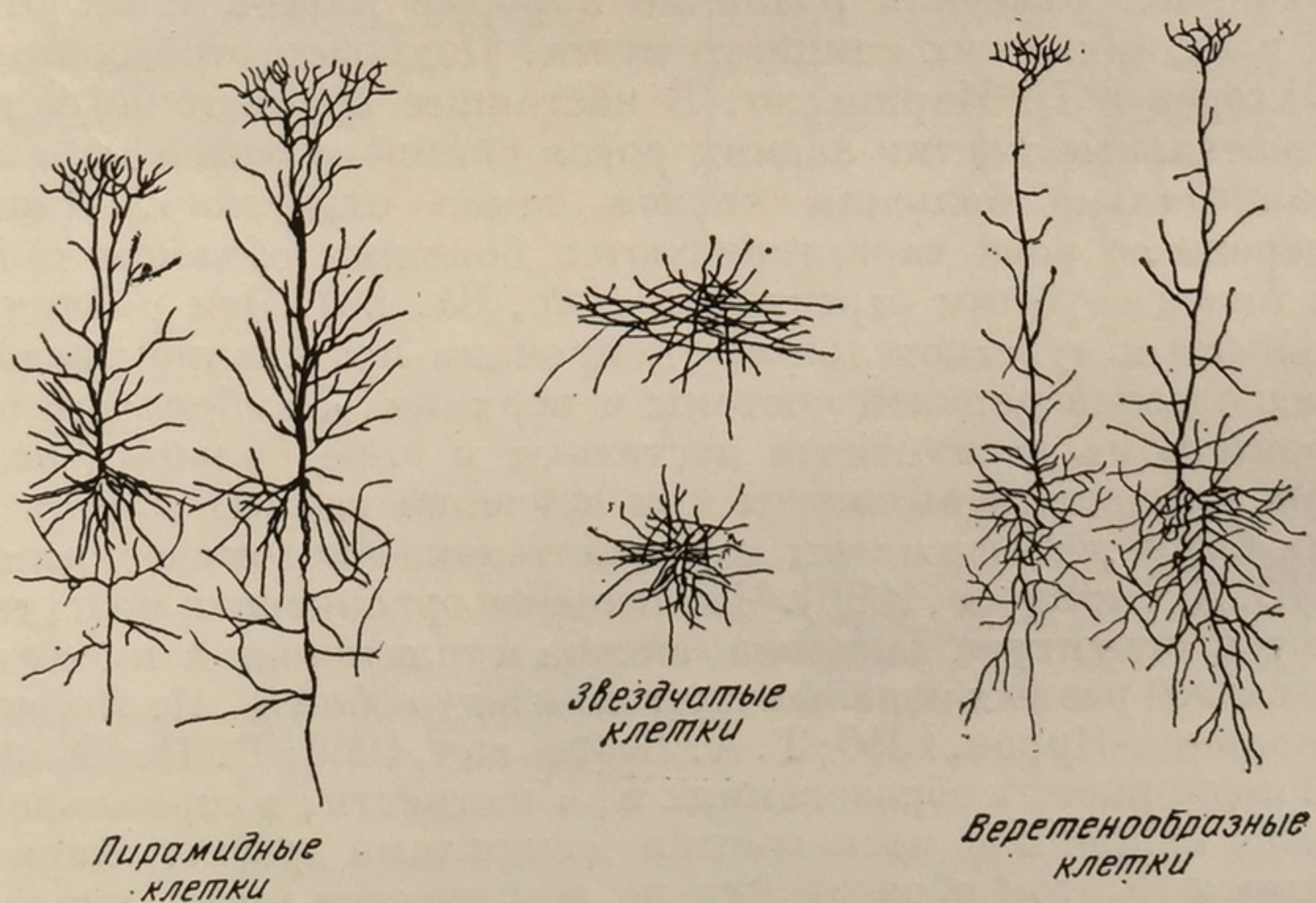


Рис. 83. Нейроны коры больших полушарий человека (С. А. Саркисов).



заторов и функций, в частности образование различной сложности условных рефлексов. Во всех областях коры и подкорки афферентные, внутрикорковые и эфферентные волокна тесно переплетаются между собой, и поэтому отсутствуют основания, как это было принято ранее, разделять кору на проекционные и ассоциативные области.

Особенности физиологических механизмов деятельности центральной нервной системы основываются на возбуждении и торможении деятельности клеток. Имеется достаточно оснований считать установленным тождество основных законов иррадиирования и концентрирования этих процессов и существование их взаимной индукции.

Функциональной особенностью больших полушарий является тот факт, что встреча волн, иррадиировавших из разных их отделов, быстро образует в той или иной степени стойкую временную связь, которая является ассоциацией этих пунктов; во всех остальных образованиях центральной нервной системы такая встреча волн — моментальное, скоропреходящее явление.

Возникающая в больших полушариях связь, как считал И. П. Павлов, вероятно, обязана своим образованием чрезвычайной «реактивности» и «запечатлеваемости в них», являясь постоянным и характерным свойством этого отдела центральной нервной системы.

Исследования советских ученых показали постепенное усложнение у животных нейронных структур коры мозга, достигающее наибольшей сложности у человека. Эта закономерность распространяется на все виды нейронной структуры и на *межнейронные* связи. Усложнение структурных элементов коры больших полушарий несомненно обусловлено рядом физиологических и биохимических особенностей, зависящих от сложных взаимовлияний организма и среды, которые еще не изучены.

Одна из главнейших задач современной неврологии — это определение функционального значения каждого вида нейрона и его связей.

Келлиker и Н. М. Якубович — морфологи второй половины XIX века — впервые отметили различие в форме клеток и их отростков в передних и задних рогах спинного мозга. Подробно этот вопрос изучали В. М. Бехтерев и Г. Маринеско. В настоящее время точно установлено, что чувствительные клетки задних рогов спинного мозга мелкие и обладают сравнительно большим числом таких отростков. Двигательные клетки переднего рога характеризуются большим объемом тела и сравнительно более грубыми отростками (рис. 84, 85). Эти различия между двигательными и чувствительными нейронами постепенно увеличиваются от нижних отделов нервной системы к верхним. Наибольшей сложности эти нейроны и их взаимосвязи достигают в коре больших полушарий. Те же закономерности выявлены при изучении данных клеток в онтогенезе. Они были подтверждены и сравнительно-анатомическими исследованиями (С. А. Саркисов, 1960). Чем сложнее организован мозг, тем больше усложняется структура дендрита, аксона и тела нервной клетки, а также характер связей разных нервных клеток между собой (Г. И. Поляков, 1960; Е. Г. Школьник-Яррос, 1950; Т. А. Леонтович, 1959; Г. П. Жукова, 1953, и др.). В подкорковых образованиях и, в частности, в стриальной системе встречаются нейроны с несколькими дендритами разной формы и величины. Однако в этом образовании не встречаются такие многообразные формы нейронов и их разветвлений, какие можно наблюдать в коре (Т. А. Леонтович, 1959; Г. П. Жукова, 1953) (рис. 86, 87, 88).

Рис.



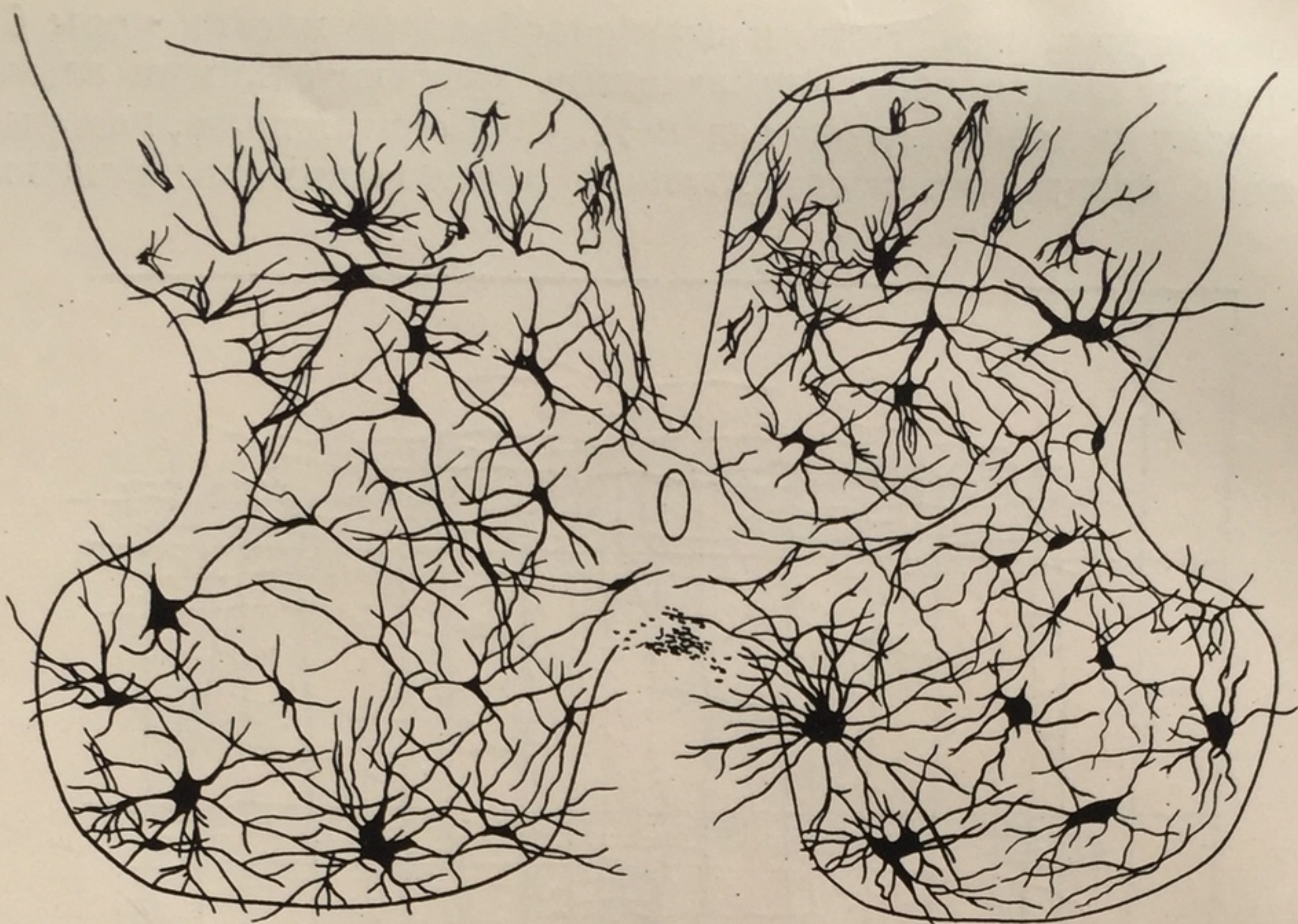


Рис. 84. Невронное образование передних и задних рогов спинного мозга (Г. П. Жукова).

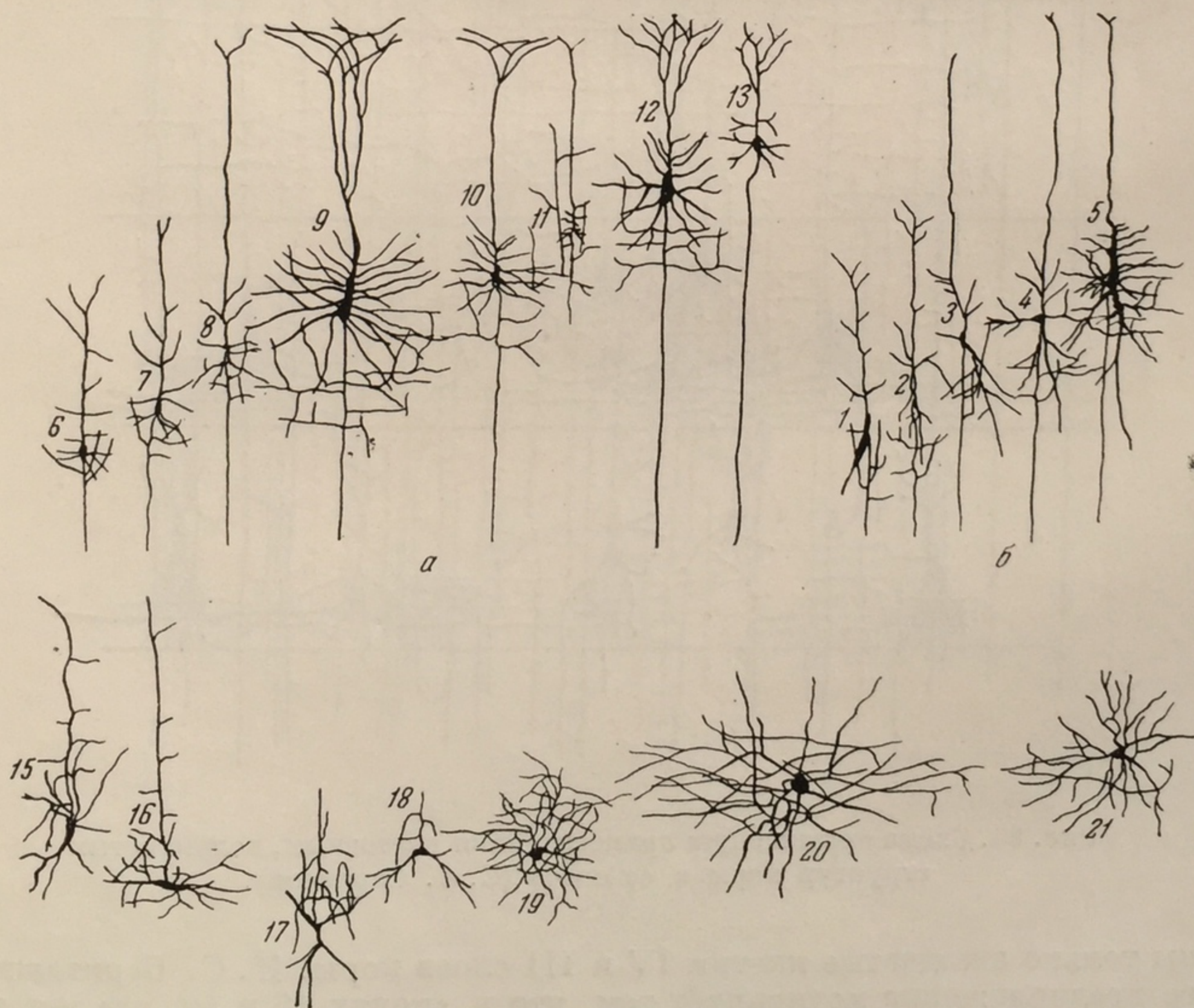


Рис. 85. Клеточные структуры коры мозга человека.  
а — пирамидные нейроны; б — веретенообразные нейроны; в — звездчатые нейроны  
(Г. И. Поляков).



Пирамидные, звездчатые и веретенообразные клетки коры больших полушарий являются воспринимающими, чувствительными элементами. Поэтому нельзя согласиться с И. С. Бериташвили, который полагает, что с процессами восприятия периферических раздражений свя-

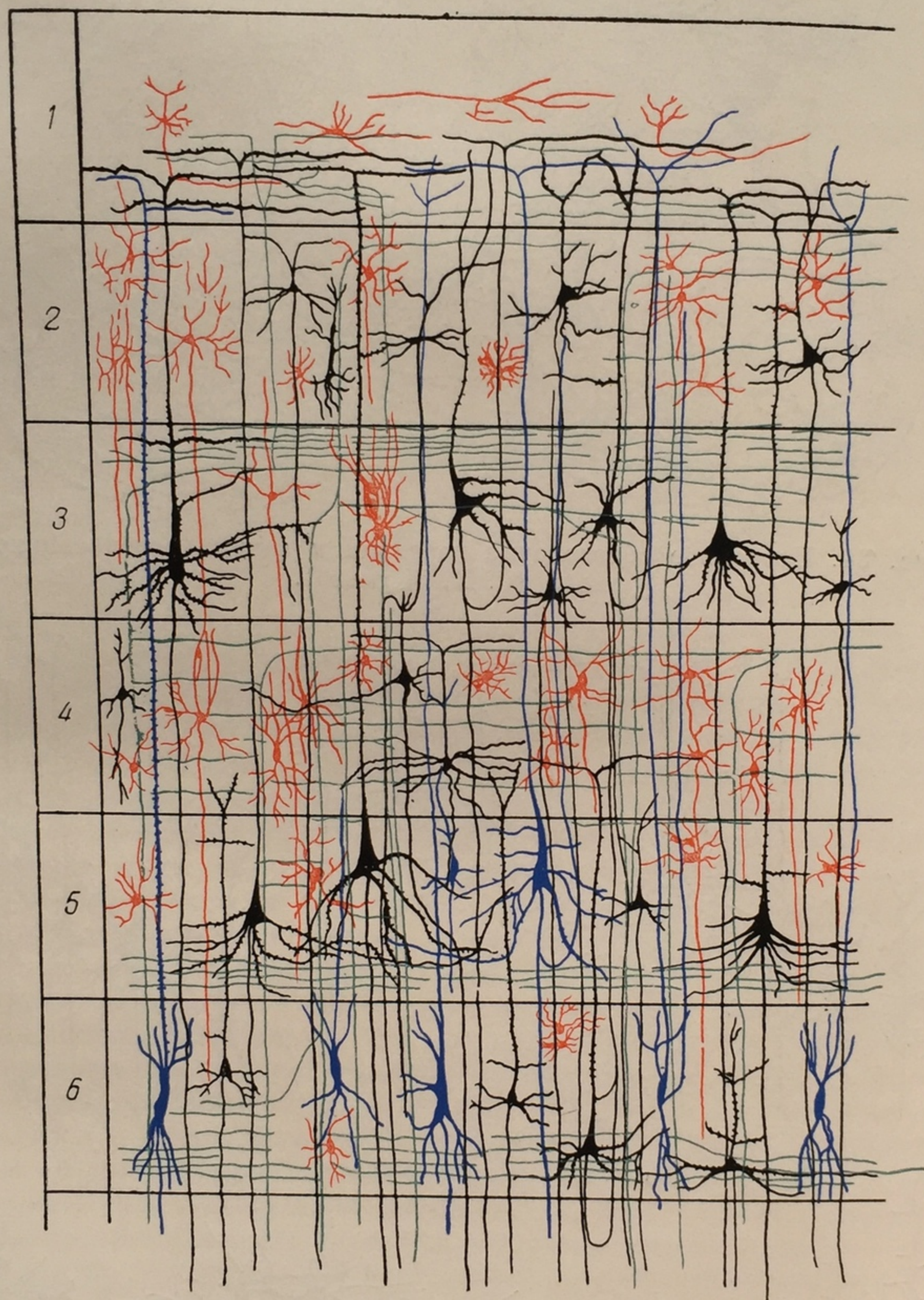


Рис. 86. Схема организации архитектуры клеточных, волокнистых структур коры и ее слоев (С. А. Саркисов).

заны только звездчатые клетки IV и III слоев коры. И. С. Бериташвили свое предположение мотивирует тем, что в «полях 18 и 19, где нет зрительных афферентов, звездчатых клеток мало». «Здесь, — пишет И. С. Бериташвили, — во II, III и IV слоях господствуют пирамиды

и совсем от  
ки и мелки  
Нельзя  
в полях 18  
чительная  
меньшая

Кроме  
звездчатых  
но в III и I  
Из раб  
торые ссыла  
и IV слое  
звездчатые  
стр. 8. Труды



и совсем отсутствуют характерные для поля 17 крупные звездчатые клетки и мелкие их разновидности»<sup>1</sup>.

Нельзя согласиться также с утверждением И. С. Бериташвили, что в полях 18 и 19 отсутствуют зрительные афференты. Действительно, значительная часть зрительных афферентов оканчивается в поле 17, но меньшая их часть, что достоверно доказано, достигает полей 18 и 19.

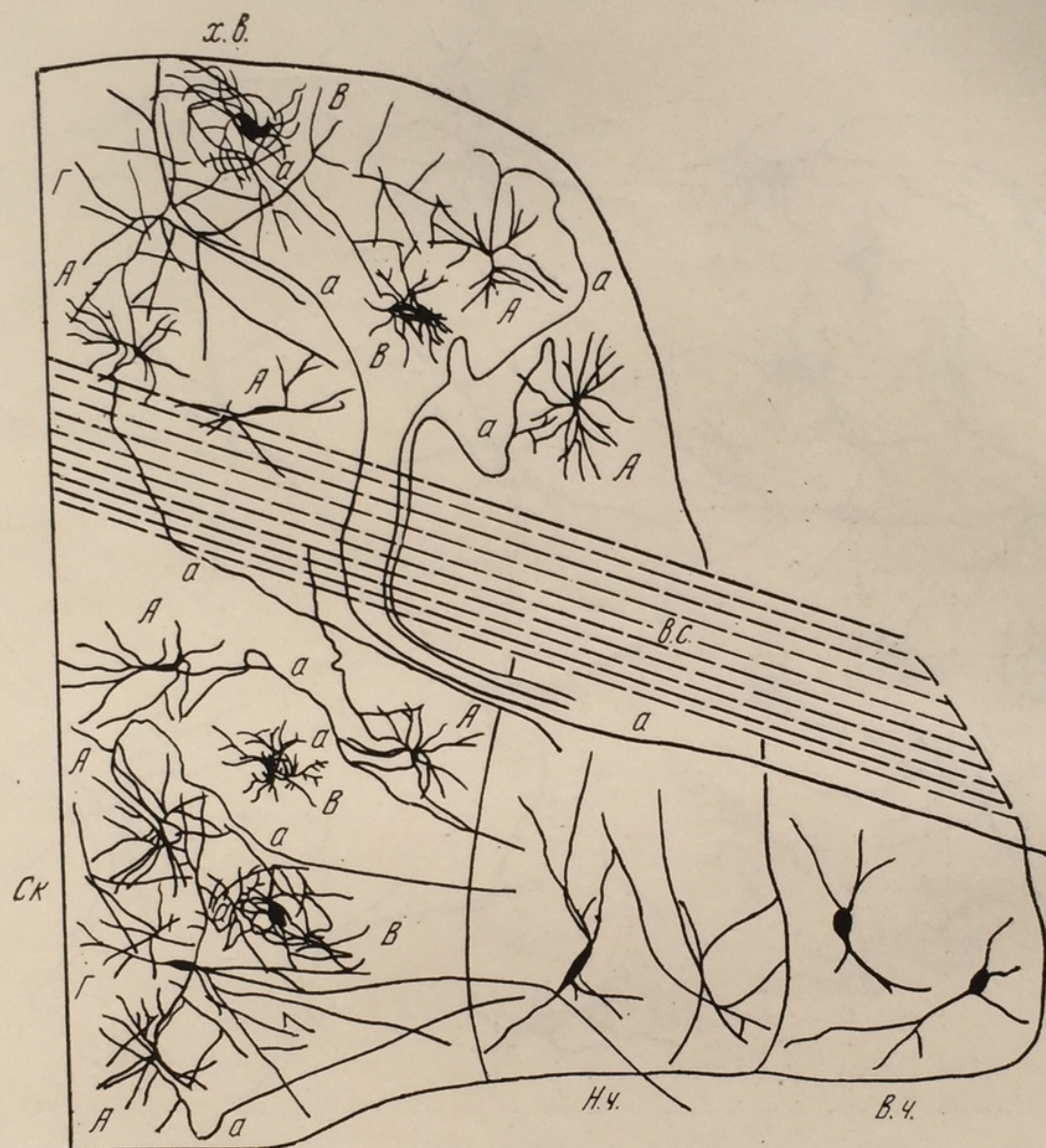


Рис. 87. Невронная структура стриопаллидума у млекопитающих (Т. А. Леонтович).

хв — хвостатое ядро; ск — скорлупа; н.ч. — наружный членик паллидума; в.ч. — внутренний членик паллидума; в.с. — внутренняя сумка; А — густоветвистые длинноаксонные клетки; В — короткоаксонные клетки; Г — редковетвистые длинноаксонные клетки; а — аксоны.

Кроме того, в полях 18 и 19 встречается значительное количество звездчатых клеток самых разнообразных форм. Они расположены не только в III и IV, но и во II и даже в VI слое.

Из работ Е. Г. Школьник-Яррос (1954, 1958, 1959, 1960), на которые ссылается И. С. Бериташвили, никак не следует, что во II, III и IV слое полей 18 и 19 совсем отсутствуют характерные для поля 17 звездчатые клетки.

<sup>1</sup> Труды Института физиологии имени Бериташвили. Т. X. Тбилиси, 1956, стр. 8.



Исследованиями ученых конца прошлого и начала настоящего века (Ф. Е. Рыбаков, 1899; С. А. Суханов, 1902; Т. А. Гейер, 1904; М. Стефановская, 1900, и др.), а также нашими исследованиями установлено, что дендриты нейронов спинного мозга, подкорковых образований и особенно коры полушарий обладают особыми так называемыми шиповидными выступами, или шипиками (рис. 89). Эти образования расширяют

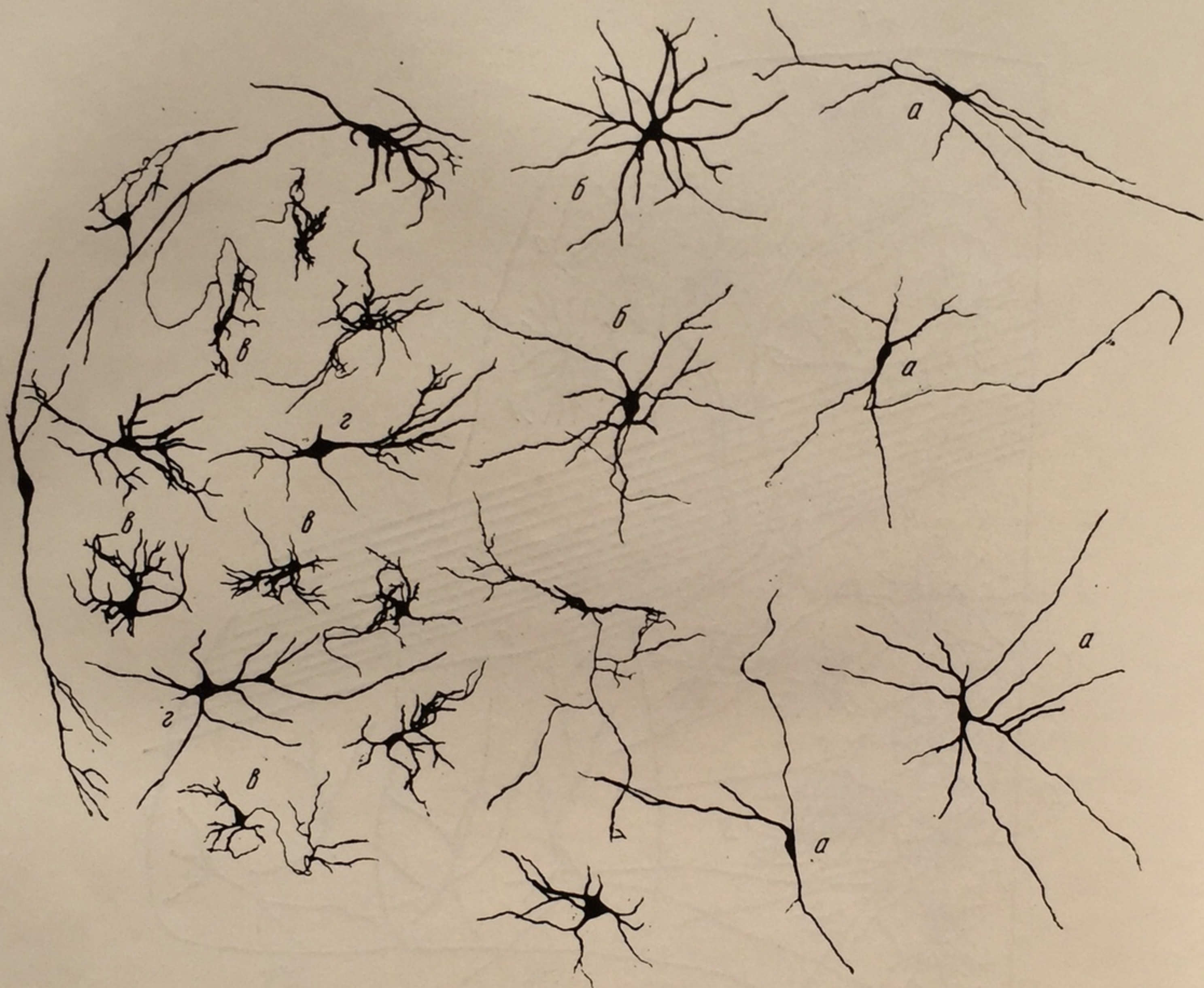


Рис. 88. Невроны ядра нисходящего корешка тройничного нерва и прилежащей области ретикулярной формации: нейроны, типичные для ретикулярной формации (а), нейроны в зоне, пограничной между ретикулярной формацией и ядром нисходящего корешка тройничного нерва (б); нейроны ядра нисходящего корешка тройничного нерва типичного вида (в) и сходные с нейронами ретикулярной формации (г) (Г. П. Жукова).

поверхность нейрона и его дендритов и тем самым способствуют рецепторным функциям клетки, увеличивая возможности возникновения контактов между нейронами в виде аксодендрических связей.

Среди исследований по морфофизиологическим механизмам тончайших структурных образований нужно отметить важную работу А. М. Иванецкого (1959), который установил, что возникновение замыкательной функции совпадает по времени с появлением шипиков на конечных разветвлениях вершущечных дендритов корковых клеток. Он пишет: «В десятидневном возрасте, когда число шипиков невелико (стадия IIб),



условные рефлексy на раздражения, адресующиеся к новой коре, образуются после большого числа сочетаний и отличаются непрочностью, после увеличения числа шипиков (III стадия) условные рефлексy образуются быстрее и приобретают большую прочность».

Шипики дендритов под влиянием внешних и внутренних воздействий при движениях возбуждательных и тормозных процессов в коре обладают способностью в зависимости от метаболических процессов, быстро менять форму, объем—расширяться и сокращаться<sup>1</sup>.

Наиболее многообразны шипики дендритов коры больших полушарий мозга, особенно в ее верхних слоях.



Рис. 89. Сильно увеличенные шипики в патологии (С. А. Саркисов).

В процессе онтогенеза у человека шипики появляются относительно поздно — к 8 месяцам. Раньше всего они возникают в наиболее рано созревающих первичных полях, например в полях прецентральной и постцентральной областей. Шипики прежде всего обнаруживаются у наиболее крупных пирамидных клеток слоя V, а по мере созревания клеток коры постепенно начинают появляться в других ее элементах. Интенсивное развитие шипиков наблюдается в течение первых месяцев после рождения.

Клетки различных слоев коры характеризуются не только особенностями строения тела, дендритов и аксонов, но также формой и размерами шипиков на дендритах. Пирамидные клетки II и III слоев коры отличаются большим богатством шипиков на дендритах по сравнению с клетками глубоко расположенных V и VI слоев. Особенности строения шипиков на дендритах свидетельствуют о функциональной специфичности отдельных уровней и слоев коры, что подтверждается данными электроэнцефалографии (С. Саркисов, М. Рабинович).

<sup>1</sup> Подобные факты высказывались как предположения рядом отечественных и зарубежных авторов, в том числе В. М. Бехтеревым, А. С. Догелем, А. Е. Щербаком и др. В. М. Бехтерев в 1900 г. считал подвижность дендритов и шипиков «неоспоримым фактом». Эти данные получили подтверждение в исследованиях С. А. Троицкой (1953), которая изучала возрастные особенности культуры ткани развития нервной структуры.



Изучение шипиков дает возможность высказать гипотезу, что строение нейронов, богатство их дендритами и шипиками обуславливают механизмы возбудительных и тормозных процессов высших отделов центральной нервной системы. Несомненно, что чем выше животное в филогенетическом ряду, чем сложнее взаимосвязи между животными и окружающей средой, тем сложнее и многообразнее структуры нейронов, их дендритов, шипиков на них и аксонов и тем сложнее взаимоотношения между торможением и возбуждением.

Нельзя согласиться с узколокализационными взглядами И. С. Бериташвили, полагающим, что тело пирамидной клетки и аксон связаны с процессами возбуждения, а их дендриты — с торможением. Не известно, на основании каких фактов он делает такое ответственное заключение, что звездчатые клетки «должны иметь» отношение только к процессам возбуждения. Звездчатые клетки, по словам И. С. Бериташвили, «не должны обладать способностью к специфическому для центральной нервной системы торможению»<sup>1</sup>.

Исходя из предположения, что звездчатые клетки играют существенную роль в восприятии внешних раздражений, И. С. Бериташвили приходит к необоснованному заключению: «Процессы, связанные с субъективными переживаниями, могут происходить без способности этих клеток к процессам торможения». Он пишет: «...звездчатые клетки не должны тормозиться непосредственно под влиянием периферических импульсов. Но можно думать, что они тормозятся под влиянием межнейрональных импульсов по ассоциативным и вставочным нейронам?»<sup>2</sup>.

С подобными предположениями трудно согласиться, так как исследования сложного многообразия звездчатых клеток в коре и особенно ее верхних слоях указывают на важную роль этих клеток в процессах возбуждения и торможения.

Воспринимающие клетки коры, т. е. пирамидные, звездчатые и веретенообразные клетки, участвуя в «анализе и синтезе» полученных внешних и внутренних раздражений, способны «сохранять», «фиксировать», переключать импульсы между клетками одного слоя и разных слоев (особенно через звездчатые клетки), передавать импульсы (в основном через пирамидные и веретенообразные клетки) другим областям коры и подкорковых образований мозга.

Для понимания аналитических и синтетических процессов, происходящих в нервной системе, и в частности в головном мозгу, имеет первостепенное значение морфофизиологическое изучение межнейрональных связей.

В центральной нервной системе в основном имеется два основных типа межнейрональных связей: 1) аксосоматические (терминальные) и 2) аксодендритические (коллатеральные) (рис. 90—93). Однако за последние годы были опубликованы исследования, показывающие существование дендритодендритных, аксоаксональных и аксовазальных контактов. Аксосоматические связи довольно хорошо изучены различными методами фиксации и окраски. Меньше изучены аксодендритические связи, так как

<sup>1</sup> Труды Института физиологии имени Бериташвили. Т. X. Тбилиси, 1956, стр. 30—31.

<sup>2</sup> Труды Института физиологии имени Бериташвили. Т. X. Тбилиси, 1956, стр. 31—32.



не разработан метод, позволяющий осуществлять нужную фиксацию и окраску этих образований.

Нашими исследованиями установлено, что в спинном мозгу и подкорковых образованиях преобладают аксосоматические контакты, а в



Рис. 90. Аксосоматические связи (С. А. Саркисов).

высших отделах центральной нервной системы, и особенно в коре, доминирует аксодендритическая передача импульсов. Чанг (1956), Грундфест (Grundfest, 1957), Пурпура (Purpura, 1957) высказали гипотезу, что аксосоматические связи в коре являются окончаниями специфических образований нервной системы, а аксодендритические относятся к неспецифической ретикулярной формации. Проверка нами этих данных не подтверждает обоснованность заключений упомянутых ученых. По нашим данным, существенную роль в осуществлении аксодендритических связей играют шипики на дендритах, которые являются местами контактов между нейронами. Каждый нейрон высших отделов нервной системы, имея многочисленные дендриты и на этих последних тысячи шипиков, посредством которых осуществляются контакты, связан с множеством других нейронов, что дает ему возможность в неисчислимых комбинациях участвовать в механизмах сложных

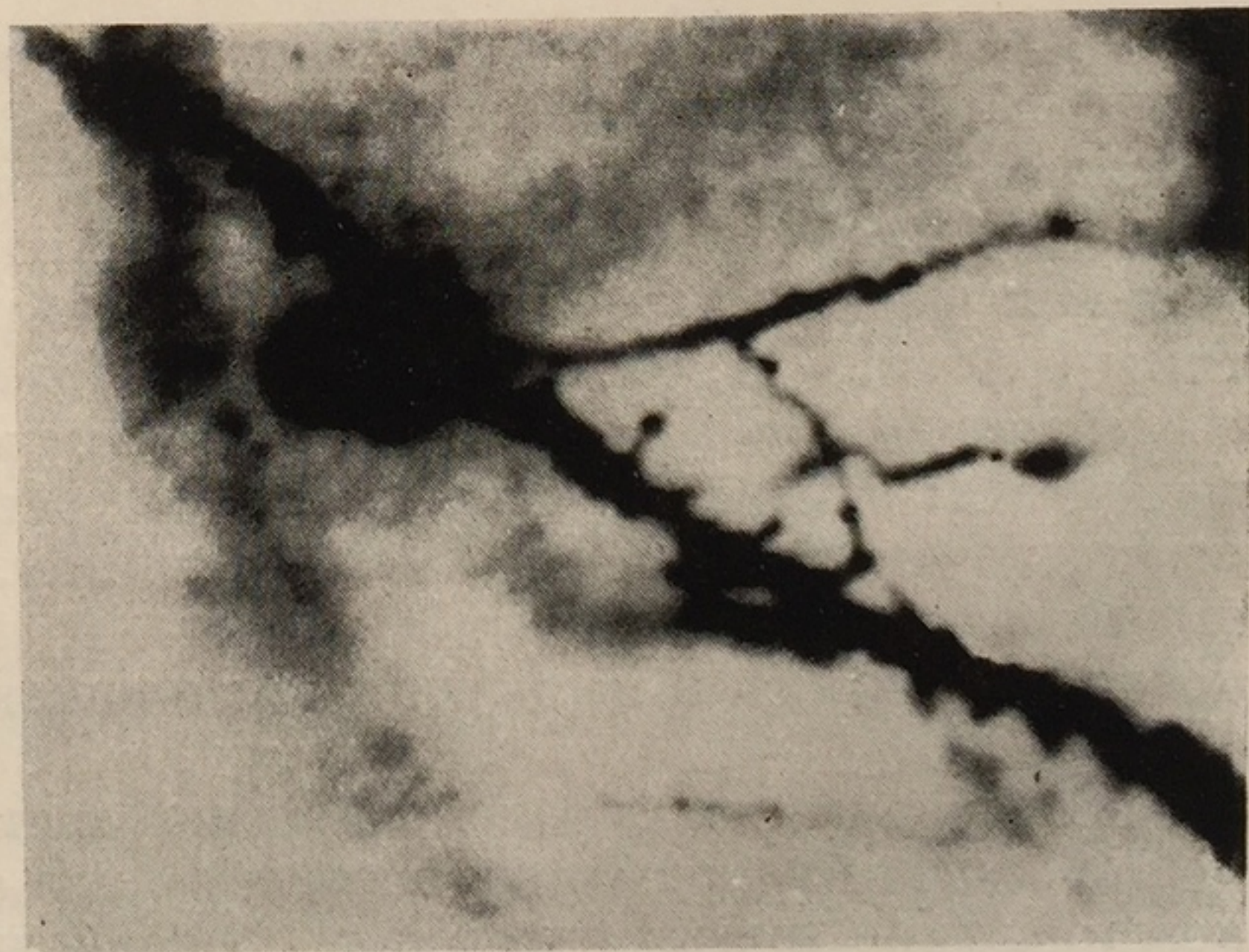


Рис. 91. Аксодендритические связи (С. А. Саркисов).



физиологических процессов, как, например, в анализе и синтезе сложных восприятий раздражений внешней среды (рис. 94).

Эта гипотеза основывается также на том, что чем сложнее взаимоотношения организма с окружающей средой, тем многочисленнее и многообразнее ден-

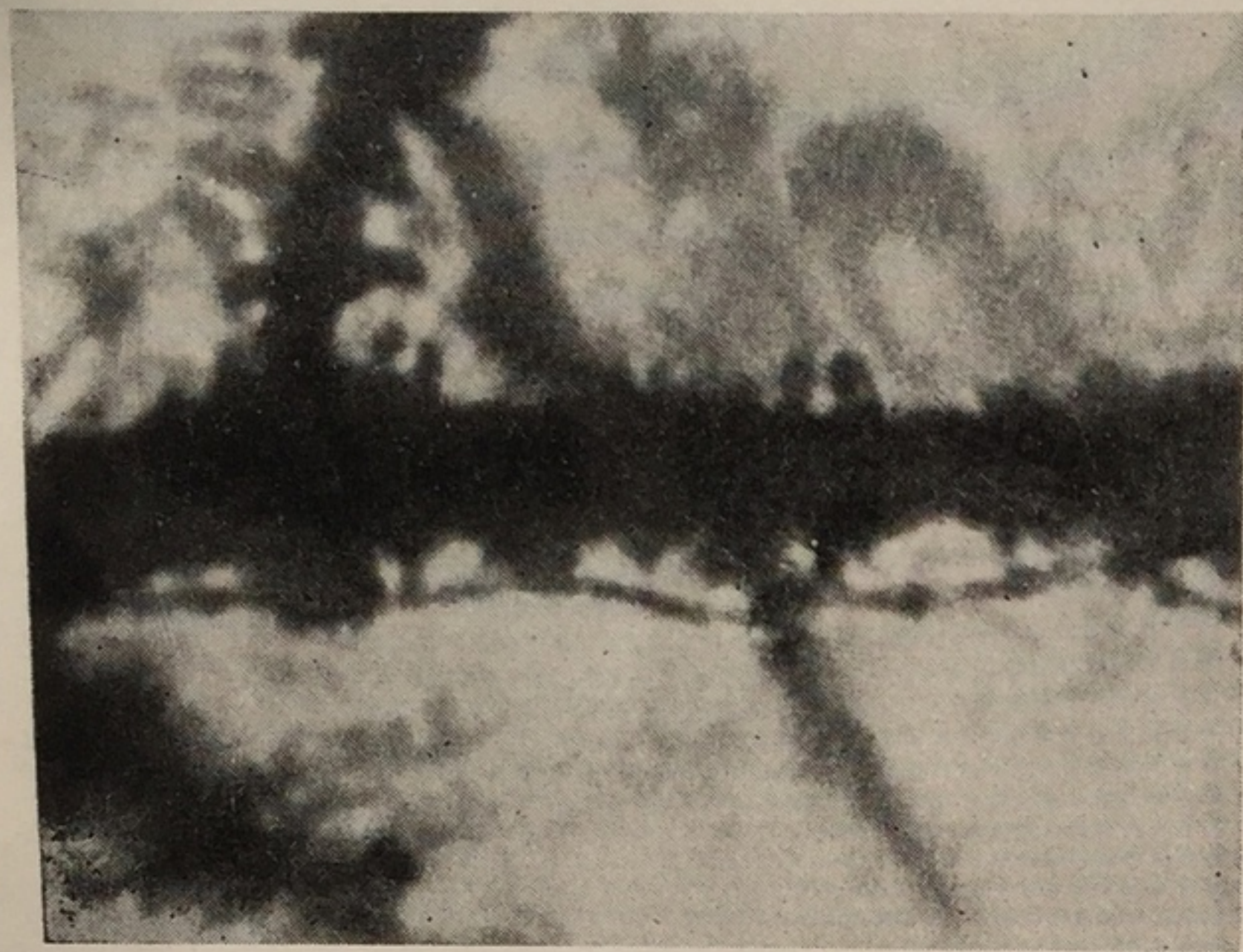


Рис. 92. Аксодендритические связи: А — аксон; Д — дендрит (С. А. Саркисов).

дритные разветвления, шипики на них и, следовательно, аксо-дендритические контакты. Справедливость такого предположения поддерживают многие ученые (Е. К. Сепп, А. Д. Зурабашвили, 1958; Б. А. Долго-Сабуров, 1956; Чанг, 1956, и др. ).

Исследования изменений тончайших разветвлений нервных клеток коры мозга при воздействии на организм различных токсических веществ стали проводиться с начала XX века (С. А. Суханов).

Нами совместно с Т. М. Моховой (1958) проводились исследования по изучению изменения дендритных разветвлений и шипиков на них после экспериментальных судорог. Известно, что после инъекции животному физостигмина в крови увеличивается количество ацетилхолина, что обуславливает судорожные явления. При этом степень и продолжительность судорожных явлений зависят от количества введенного физостигмина.

При введении физостигмина в количестве, достаточном для вызова одного приступа, наступают изменения дендритов и шипиков на них. Эти изменения выявляются не резко: дендриты утолщены, но не четко-образно, местами сохранились шипики, тело клетки интактно, ядро нормальной формы. Все эти изменения нейрона легко исчезают, т. е. обратимы (рис. 95, 96, 97). При введении большого количества физостигмина, вызывающего 6—10 приступов, наблюдаются значительные изменения в дендритах: значительное разбухание, четкообразное утолщение и пере-рывы, почти полное отсутствие шипиков. При этом отмечались отчетли-вые изменения в теле клетки: пикноз, распад протоплазмы и ядра клетки, которые указывали на необратимые изменения нейрона (Т. С. Матвеева, 1960).

Исследования биоэлектрической активности двигательной и зритель-ной области у подопытных животных при однократном и при 5- и 10-крат-ном приступе физостигминовых судорог показали большие различия, ко-торые, по-видимому, обусловлены необратимыми изменениями дендритов.

Изменения дендритных и аксонных разветвлений при различных формах патологии стали за последнее время больше интересовать клини-цистов. А. Д. Зурабашвили и сотрудники (1958) показали многообразие поражений синапсов после различных воздействий на центральную нервную систему (травма, интоксикация, сосудистые и лучевые пора-жения).



М. С. Толгская в своей докторской диссертации «Об изменении тончайших нейронных структур при различных интоксикациях» описала изменения синапсов и дендритов при свинцовом, мышьяковом и других отравлениях. Она установила, что при воздействии малых доз анилина, свинца, мышьяка у животных, несмотря на видимое хорошее общее сос-

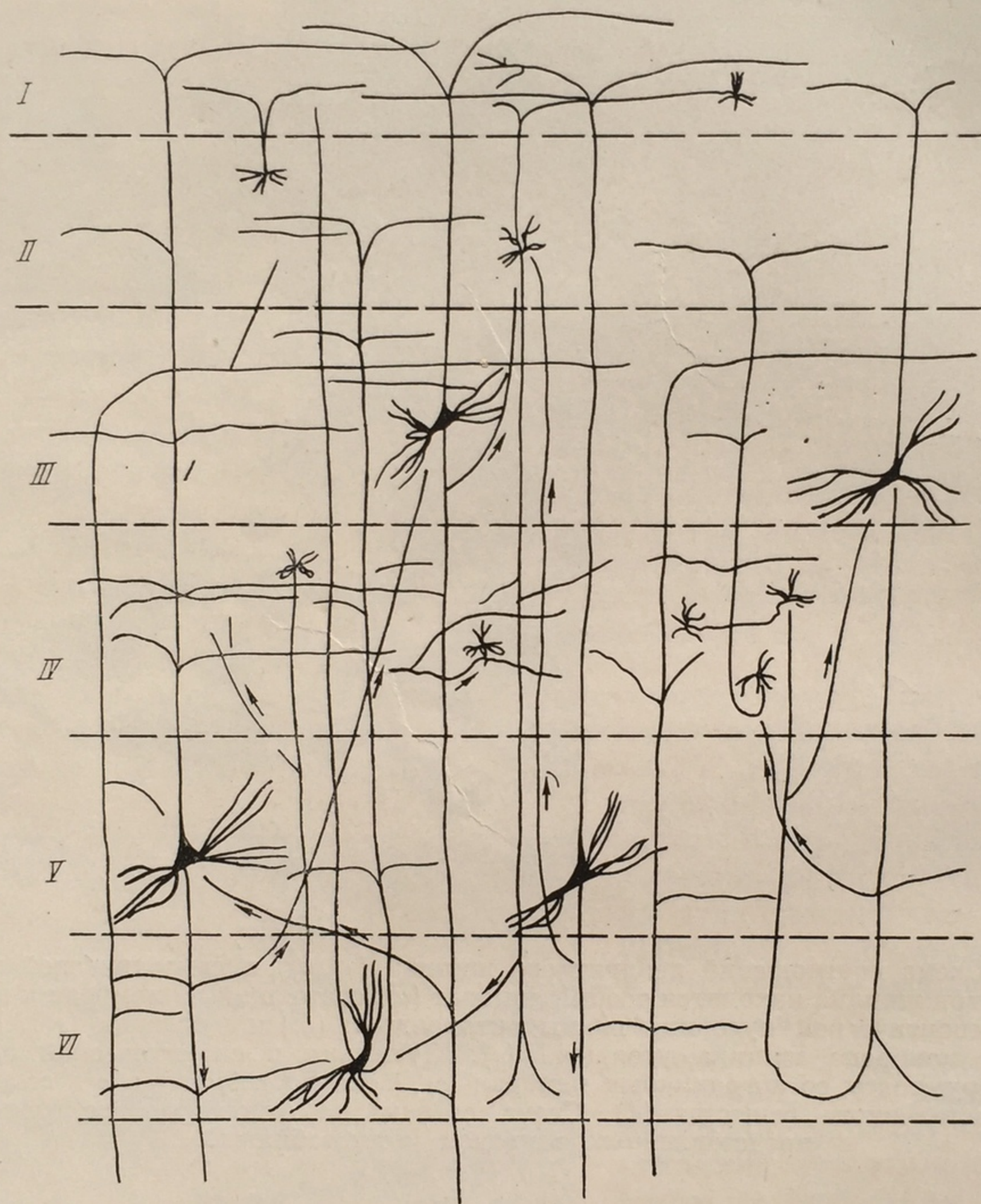


Рис. 93. Схема аксосоматических и аксодендритических связей.

тояние и аппетит, нарушаются выработанные заранее условные рефлекс-сы. Исследование мозга этих животных показало наличие изменений в межнейрональных связях коры головного мозга. Наиболее быстро и резко изменяются эти связи в верхних филогенетически молодых слоях коры; на вершечных дендритах нейронов исчезают шипики и появляются четковидные утолщения и вздутия.

Патологические изменения уменьшаются от конца дендрита по направлению к телу клетки. При нарастании степени интоксикации процесс деформации дендритов распространяется в таком же направлении



(рис. 98, 99). Позднее появляются изменения в самом теле клетки. При окраске препаратов мозга по Гольджи выявляется мутное набухание протоплазмы клеток.

По прекращении интоксикации через 1—2 месяца у животных восстанавливается условнорефлекторная деятельность, а исследование межнейро-

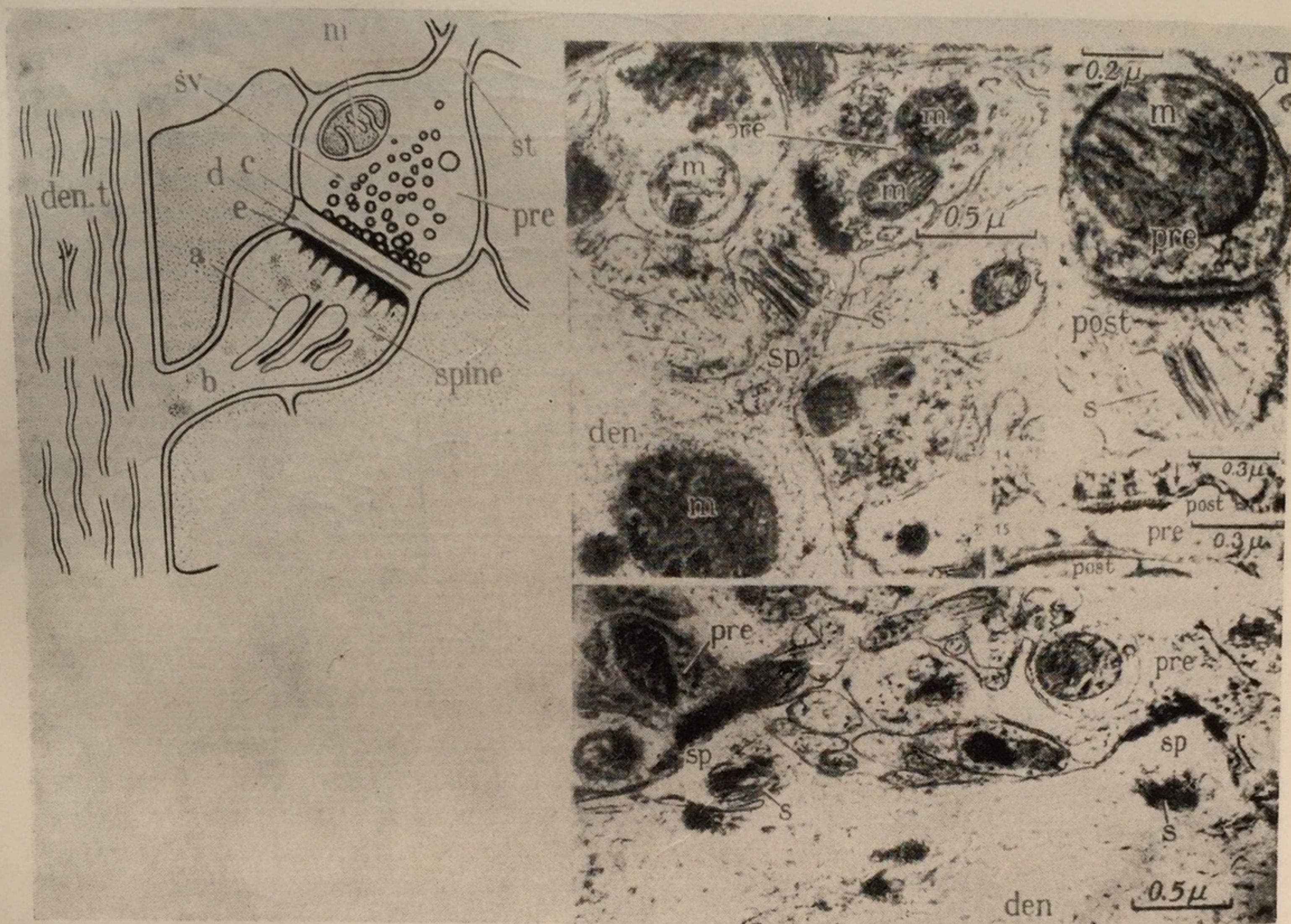


Рис. 94. Схема соотношений дендритного шипика (*spine*) и синаптической пуговки (*pre*). Внутри шипика находится особый аппарат (*a*), состоящий из мембран и цистерн. Внутри синаптической пуговки видны митохондрий (*m*) и пузырьки (*sv*). Контактующая мембрана шипика утолщена (*e*). Пузырьки в синаптической пуговке концентрируются у ее пограничных мембран (*c*). Между мембранами *e* и *c* находится полоска вставочного вещества (*d*). Схема сделана на основании электронограмм, представленных в правой части таблицы.

нальных связей показывает отсутствие четко видной деформации дендритов в клетках коры и нормальное состояние мелких шипиков на дендритах (рис. 100). При тяжелых интоксикациях обнаруживаются значительные изменения состояния тел клеток и их дендритно-аксонных образований.

Необходимо подчеркнуть, что тело и ядро клетки по сравнению с дендритами являются более стойкими к интоксикации, что, по-видимому, объясняется специфическими обменными процессами. Изучая состояние нейронных структурных образований коры при апоплексии, английский ученый Диксон (Dixon, 1953) показал, что между образованием в основном веществе коры лакун и нарушениями доставки сахара дендритам и их разветвлениям, по-видимому, имеется зависимость; тела клеток при



отсутствии глюкозы разрушаются меньше. На основании этих фактов Диксон пришел к выводу, что дендриты являются элементами коры с наиболее высокой гликолитической активностью и поэтому они наиболее чувствительны к явлениям ишемии.

Эти данные являются неопровержимым доказательством того, что без учета характера и степени изменений межнейрональных связей изучение патоморфологических изменений при отдельных мозговых заболеваниях не может быть полноценным (рис. 101).

Весьма важными и интересными являются материалы об избирательной чувствительности к химическим и фармакологическим веществам отдельной нервной клетки, ее отростков и синапсов. В настоящее время найдены химические вещества — ингибиторы, оказывающие тормозящее действие на синаптические образования нервной системы и особенно на синапсы



Рис. 95. Неврон коры крысы, имевшей один судорожный припадок после однократной инъекции физостигмина. Наблюдается уменьшение количества шипиков.

Увеличение 160 раз.

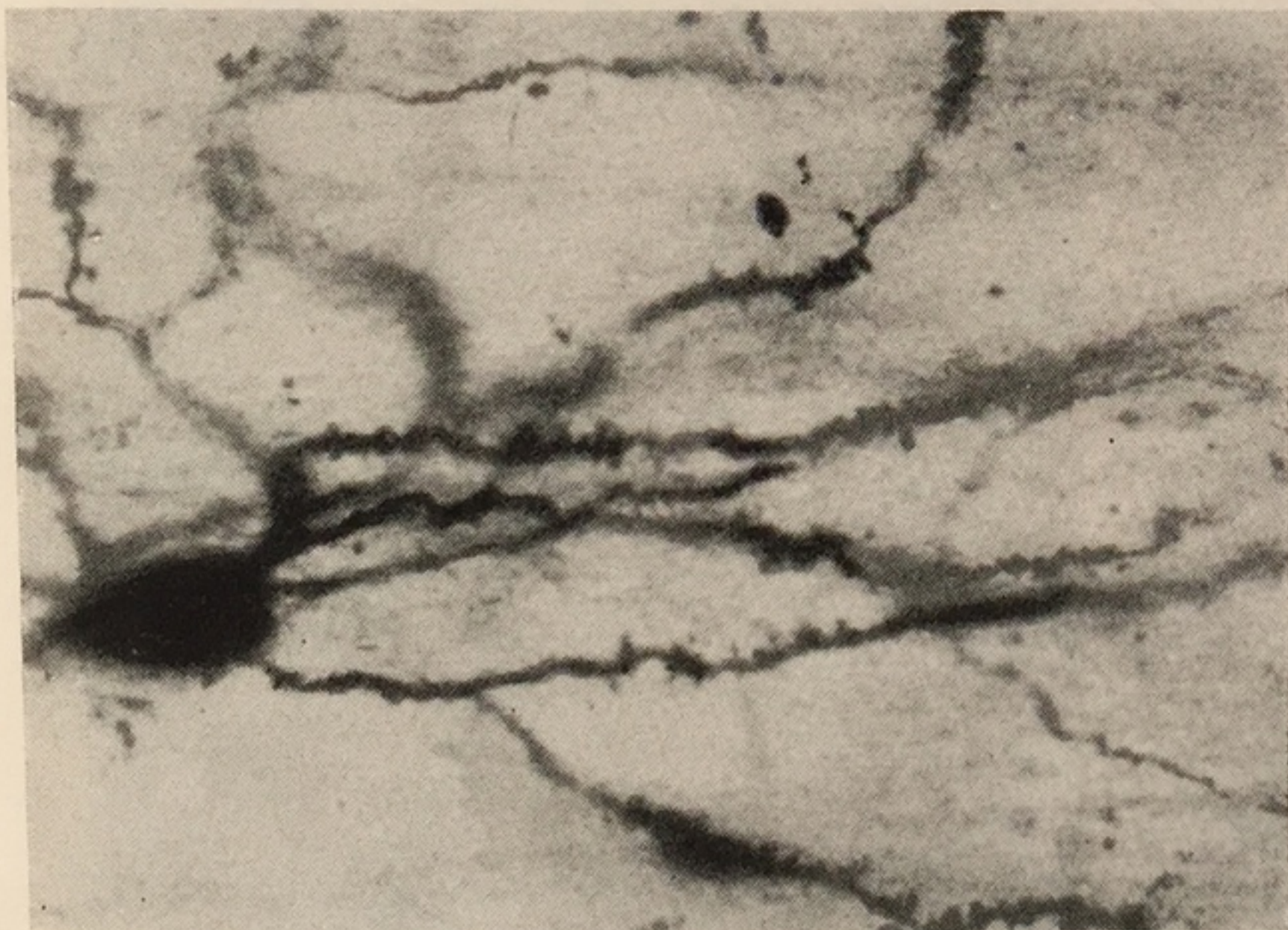


Рис. 96. После инъекции физостигмина шипики отсутствуют или деформируются. На дендритах имеются неправильные по форме утолщения.

Увеличение 160 раз.

коры больших полушарий, вызывая определенные психические расстройства. Среди этих синаптических ингибиторов, обнаруженных в естественном виде в мозгу млекопитающих, — адреналин, норадреналин и серотонин. По-видимому, мескалин, адrenoхром, диэтиламид лизергиновой кислоты и буфотенин также обладают подобным свойством. Маррацци образно говорит, что величина психотропной активности этих веществ у человека параллельна степени угнетающего их действия на синапсы.

Н. И. Гращенков в

книге «Межнейронные аппараты связи-синапсы и их роль в физиологии и патологии» указывает на большую чувствительность синапсов к «отеку и набуханию» нервной ткани, имеющих место при травмах и нарушениях кровообращения.



Даже в легких случаях этих состояний уже через несколько часов происходят изменения синапсов: 1) в первые 24 часа синапсы набухают и более четко контурируются, 2) в последующие 24 часа резко меняется структура синапсов, 3) далее наступает дезинтеграция, распад синапсов сперва на крупные, а потом на пылевидные

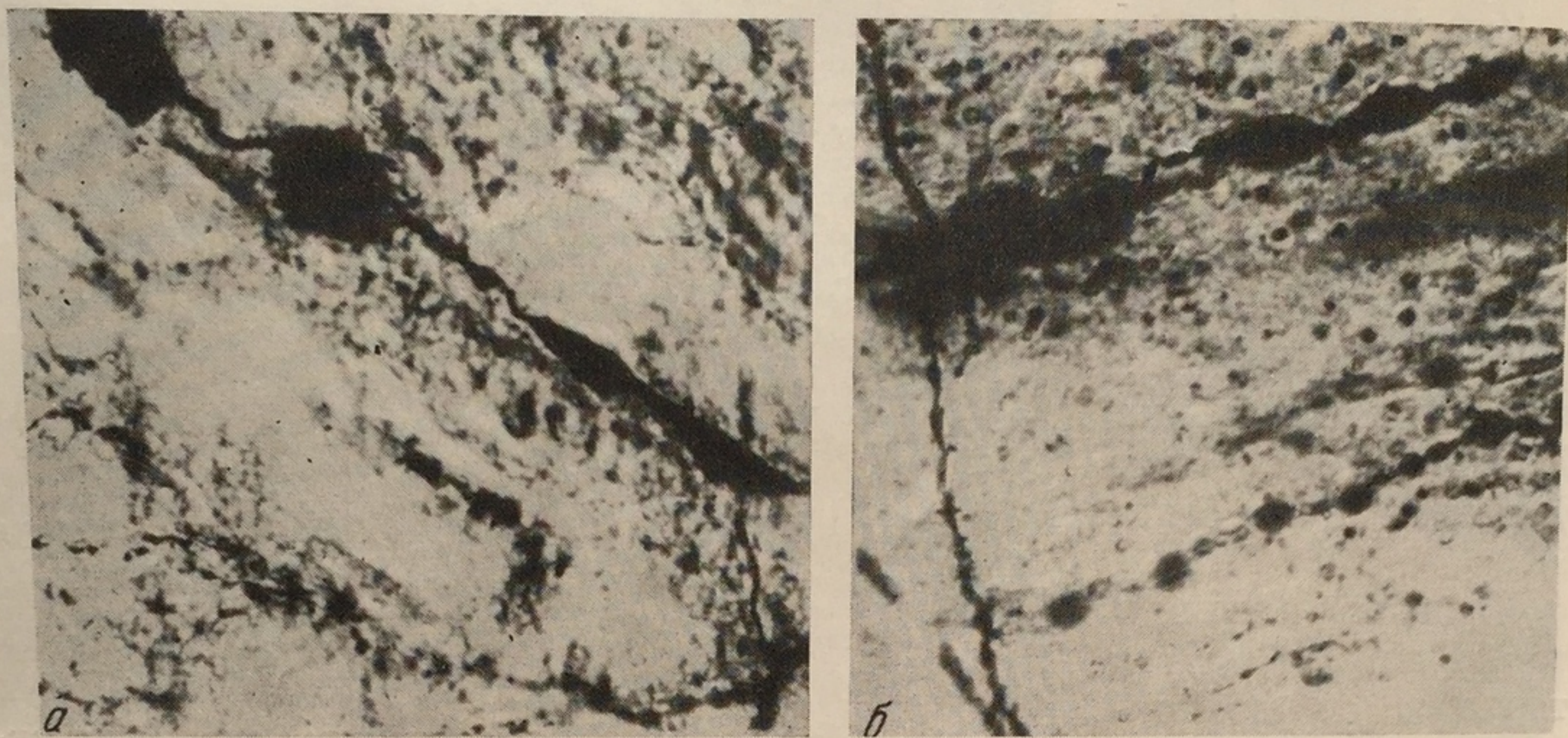


Рис. 97. Невроны коры головного мозга кролика после эпилептического припадка. Еще бóльшая деструкция дендритов. Деформация дендритов в форме шариков. Отсутствие шипиков.

Увеличение 760 раз (С. А. Саркисов и Т. М. Мохова).

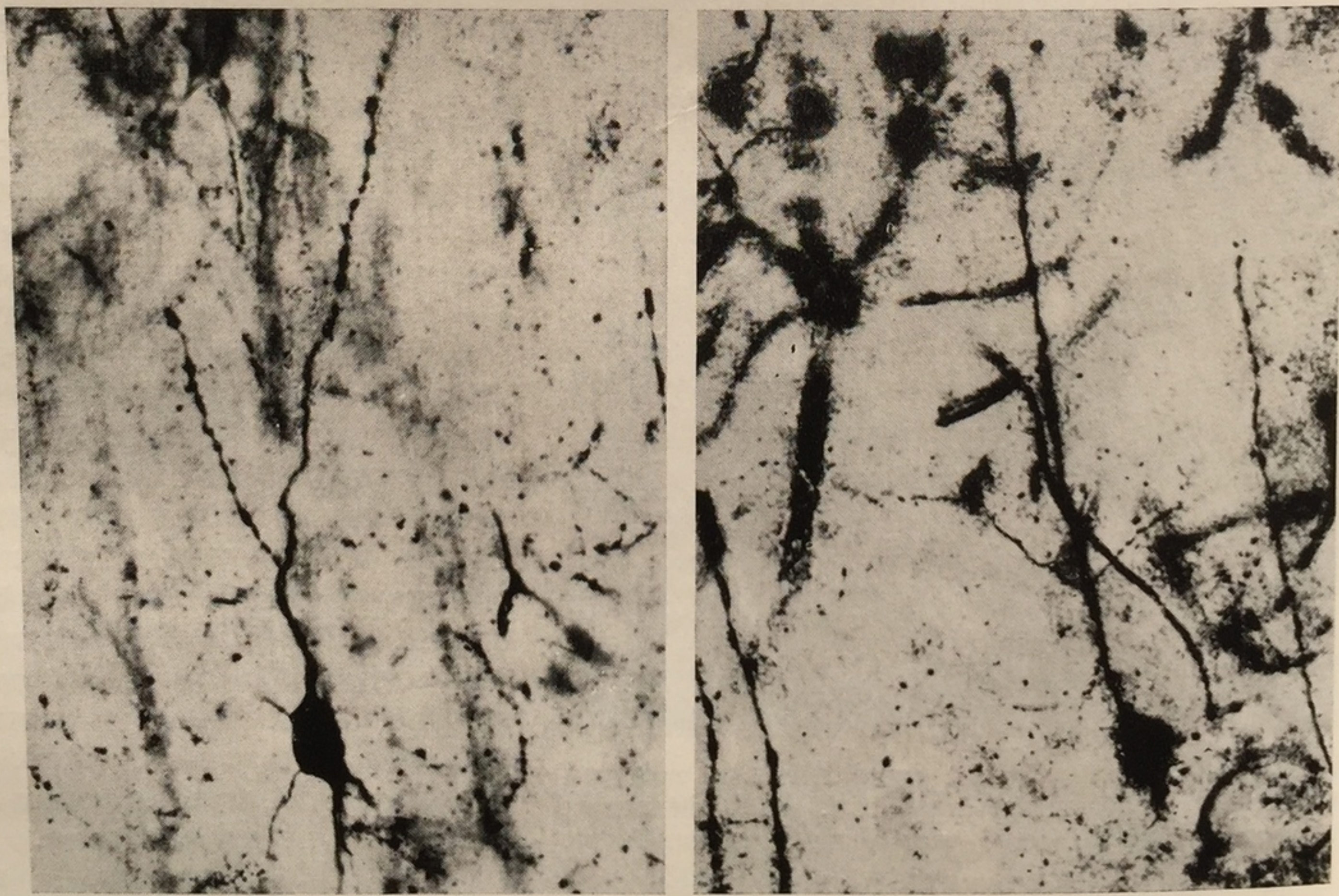


Рис. 98. Исчезновение шипиков и появление четковидных вздутий на дендритах пирамидных нейронов коры у крыс с полным выпадением условных рефлексов (процесс обратимый). Интоксикация белым стрептоцидом и тетраэтилсвинцом (Гольджи) (М. Толгская).



частицы. Н. И. Гращенко делает вывод, что все стадии изменения синапсов до их пылевидного распада являются обратимыми, и автор назвал их поэтому стадиями «функциональной асинапсии». Пылевидный же распад синапсов необратим, в связи с чем эта стадия называется «органической асинапсией». Н. И. Гращенко считает, что грубые органические процессы в мозгу (дегенеративные, травматические, кровоизлия-

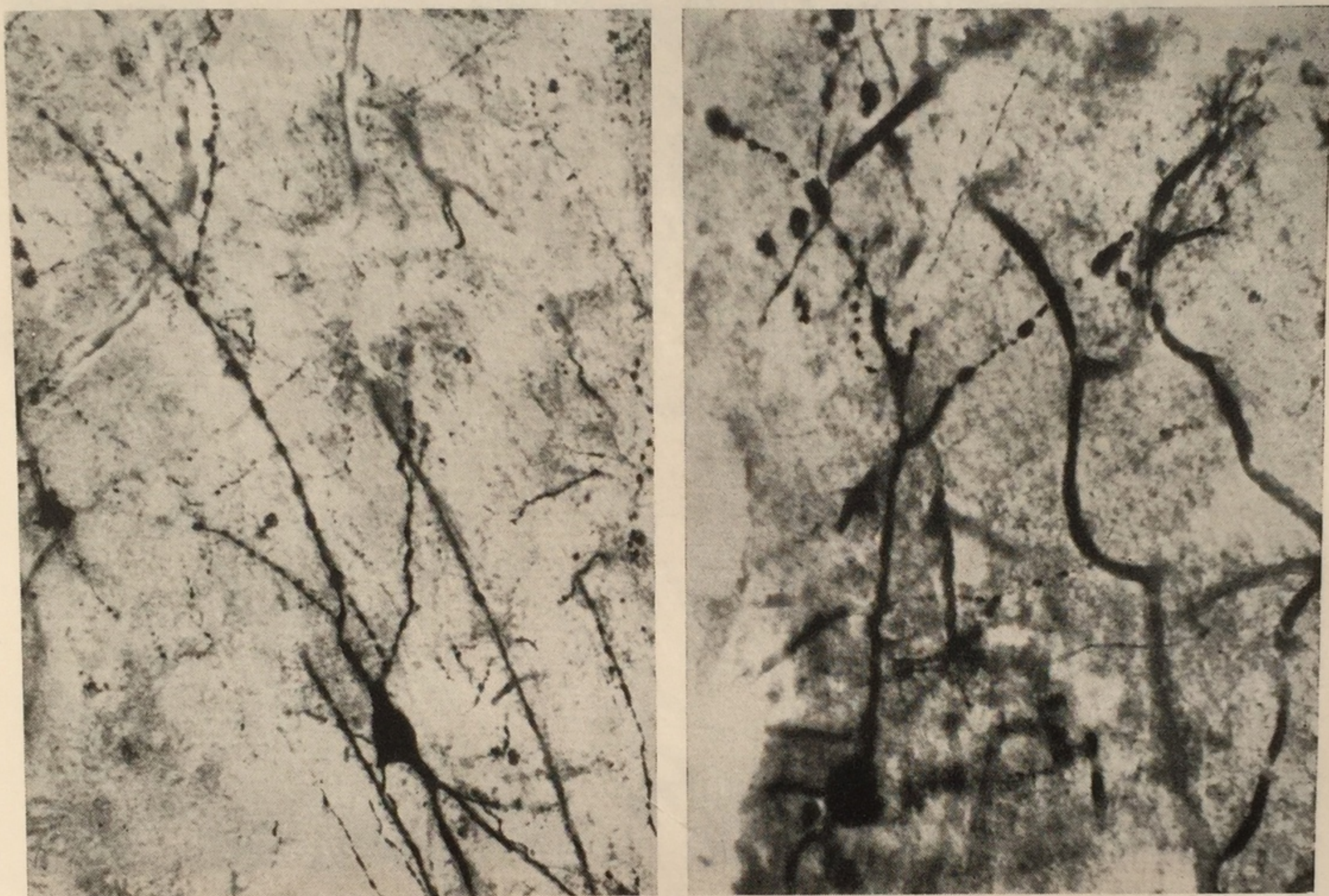


Рис. 99. Исчезновение шипиков с появлением большого количества четковидных утолщений на дендритах пирамидных нейронов. Местами распад дендритов на фрагменты при тяжелой интоксикации крыс тетраэтилсвинцом и свинцом (Гольджи) (М. Толгская).

ния) всегда одновременно сочетаются с функциональными нарушениями многих групп нейронов вследствие отека и нарушения кровообращения. Острые грубые органические поражения мозга вызывают более обширные функциональные нарушения (функциональную асинапсию), чем хронические. Поэтому в этих острых случаях медиаторная терапия более эффективна. При любой форме поражения нервной системы имеет место взаимопроникновение функционального и органического. Функциональная асинапсия может быть очень длительной и может перерасти в органические поражения синапсов и клеток.

При терапии заболеваний мозга необходимо учитывать состояние энзимо-химических процессов в нейронах и синапсах и характер этих нарушений. В зависимости от того, имеет ли место в данном случае или на данном этапе заболевания функциональная асинапсия, гипосинапсия или гиперсинапсия, требуются различные формы медиаторной терапии при асинапсии — вещества, восстанавливающие синаптическую проводимость (алкалоиды, эзерин, прозерин), при гиперсинапсии — вещества,



уменьшающие синаптическую проводимость (наркотики, морфин, бромиды), и при гипосинапсии — вещества, повышающие синаптическую проводимость (кофеин, малые дозы стрихнина). Разные периоды одного и того же заболевания могут характеризоваться различными функциональными состояниями синапсов.

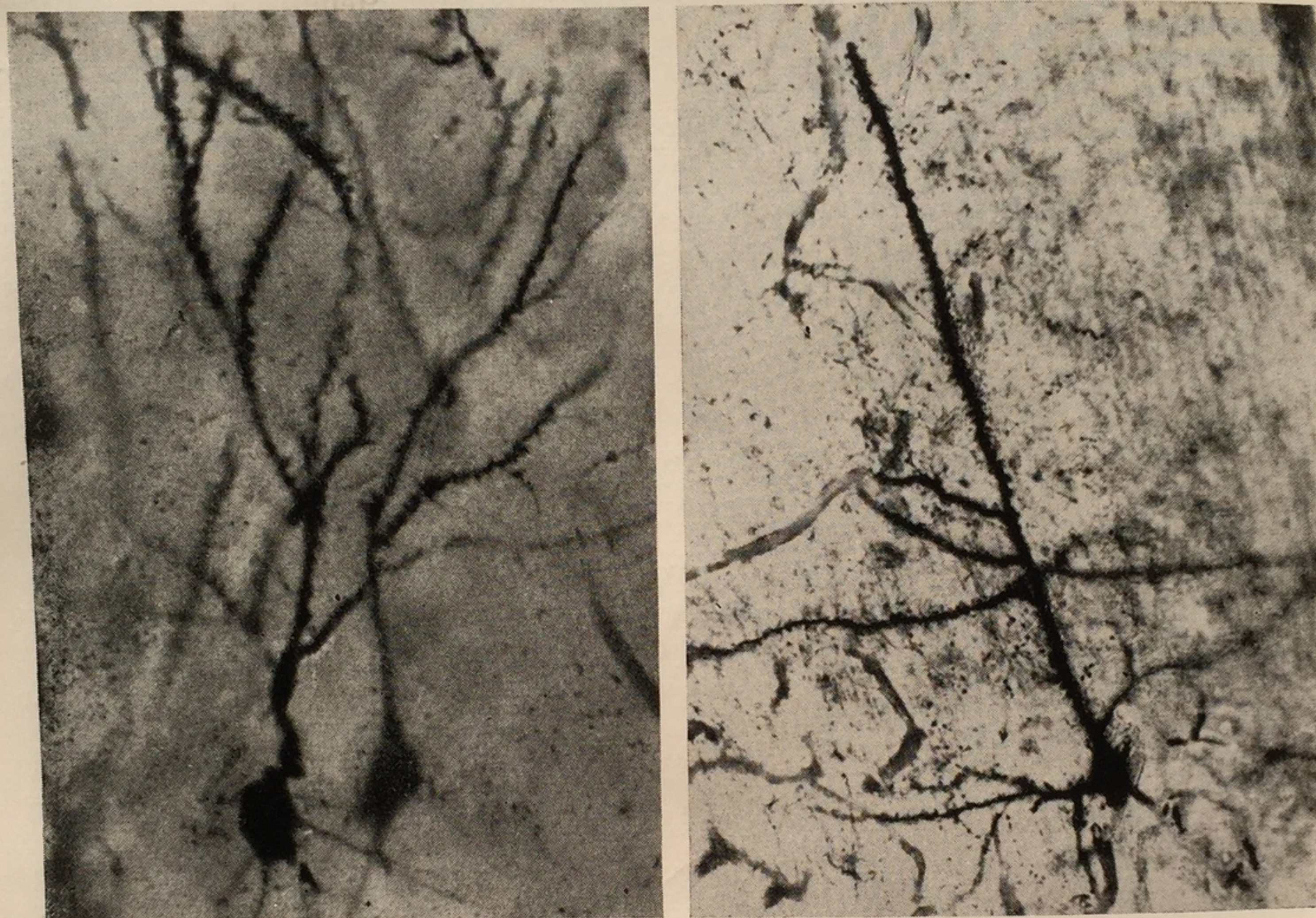


Рис. 100. Ровные контуры дендритов пирамидных нейронов коры. Дендриты покрыты большим количеством шипиков и имеют нормальную конфигурацию. У животных через 1—2 месяца после прекращения интоксикации полностью восстановились условные рефлексy (Гольджи) (М. Толгская).

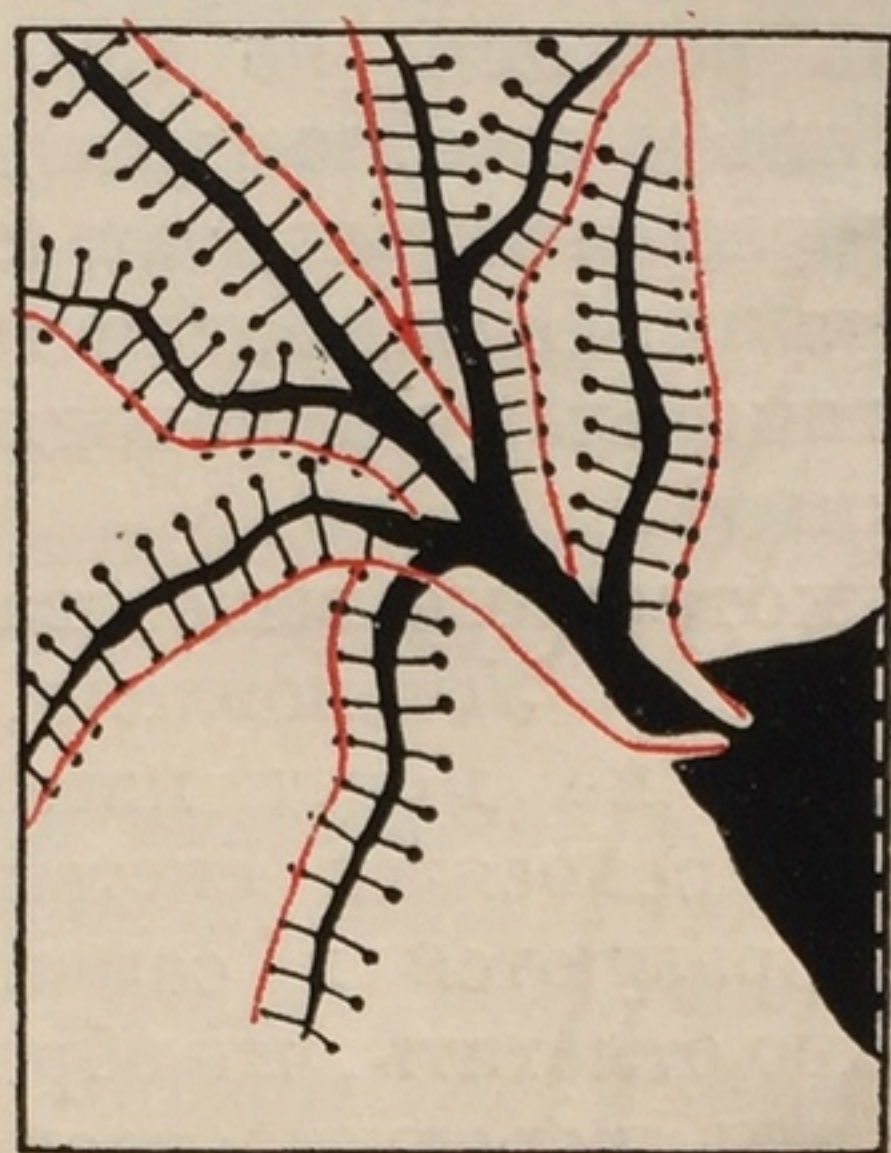
Внутрижелудочковое введение холиномиметических и адреномиметических веществ или веществ, блокирующих два типа синапсов, вызывает возникновение определенных мозговых симптомов. Внутривенная инъекция тубокурарина блокирует центральные нервные синапсы.

Среди естественных синаптических ингибиторов, обнаруженных в мозгу млекопитающих, серотонин, по-видимому, обладает особенно сильным тормозящим действием на синаптические образования. Он оказывает весьма сильное тормозящее действие на нейро-гуморальные процессы, и в этом отношении считается более сильным, чем адреналин и норадреналин. Поэтому можно полагать, что нейро-гуморальные механизмы связаны с межнейрональным или синаптическим аппаратом. Синтезированы фармакологические средства, блокирующие тормозящее действие этих химических веществ. (Они являются средствами для лечения психических нарушений.) Так, например, найдено, что препарат циклолол блокирует у человека развитие психоза, вызванного некоторыми производными диэтиламина лизергиновой кислоты.



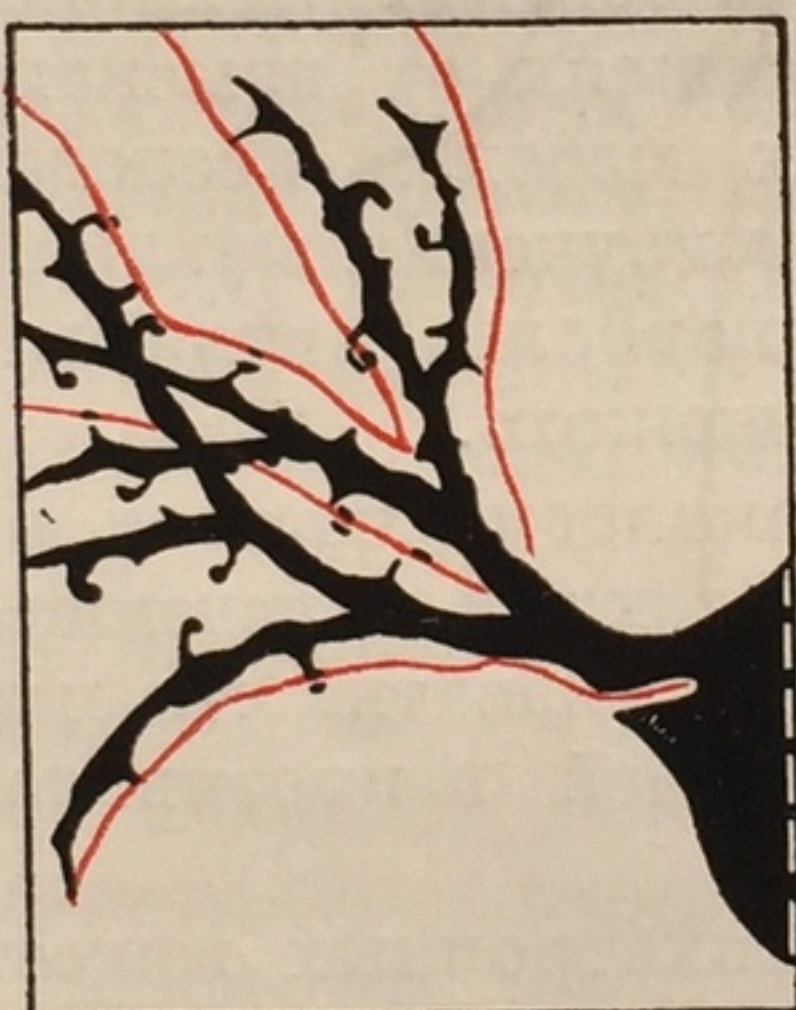
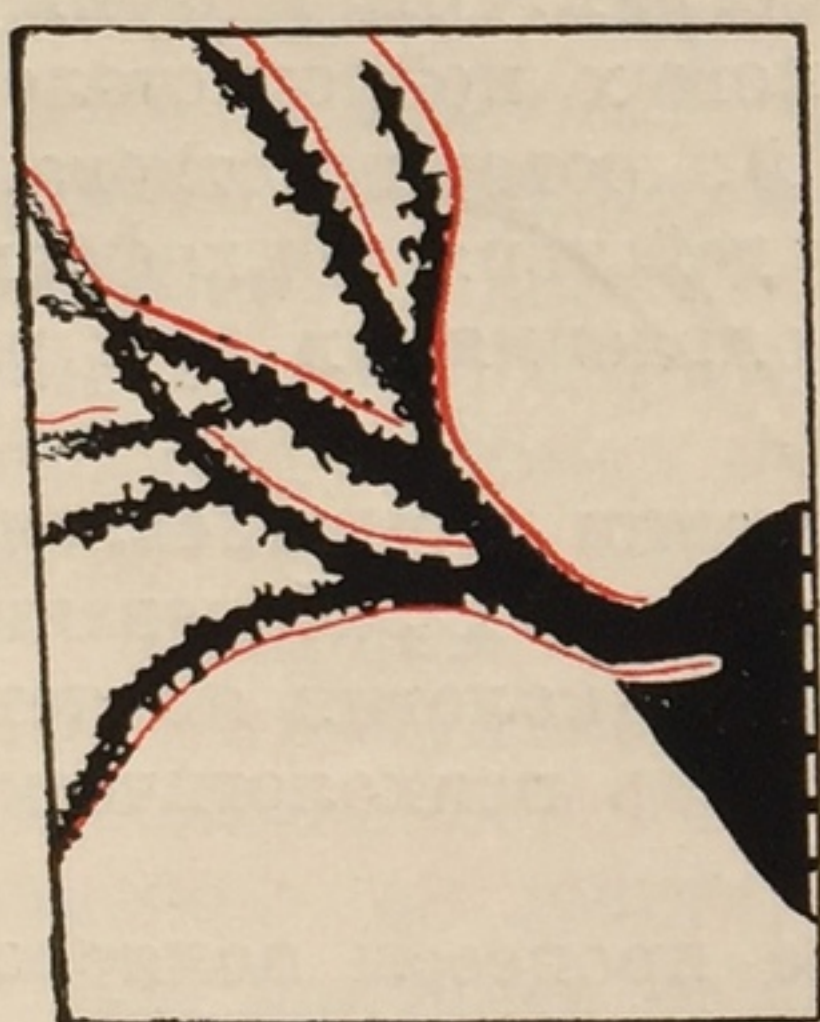
В то же время Пурпура показал, что диэтиламид лизергиновой кислоты оказывает различное влияние на аксосоматические и аксодендритические связи, вызывая торможение последних и в то же время растормаживая первые.

Хотя уже установлена определенная классификация новых психотропных веществ, однако ее недостаточная обоснованность в значительной степени зависит от большого количества новых веществ и недостаточности проверки этих препаратов в условиях клиники, а порой эти препараты уже теряют свою ценность при про-

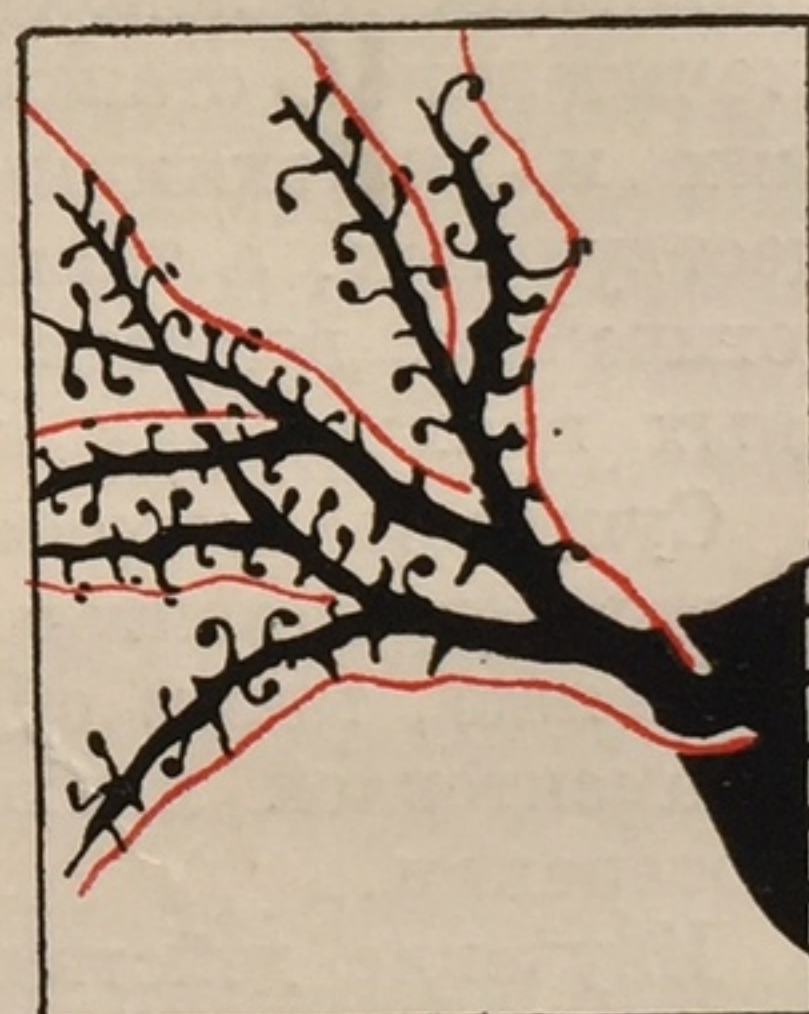


*Норма*

Рис. 101. Аксодендритические связи. Схема. Черным обозначены дендриты нейрона, красным — окончания аксонов на дендритах нейрона (С. А. Саркисов).



*Патология*



должительном применении. Поэтому термины «психолептический», «невролептический», «психоаналитический», «атараксический», употребляемые в номенклатуре этих веществ, не дают основания для построения постоянной и точной классификации. На основе многочисленных исследований психотропные медикаменты можно разбить на две группы. К первой группе относятся производные фенотиазина, алкалоиды группы резерпина, производные дифенилметан и др. К препаратам второй группы относятся теофранил и его аналоги, ингибиторы моноаминоксидазы, препараты группы феноамина.

Однако, несмотря на эти трудности, в последние десятилетия имеются известные успехи в определении связи и влияния отдельных психотропных веществ на некоторые структуры высших отделов центральной нервной системы. Сюда относится действие психотропных веществ на отдельные подкорковые образования и особенно на ретикулярную формацию, на таламус и гипоталамус и др. Имеются данные, позволяющие говорить о том, что миндалевидная область играет для центростремительных висцеральных сигналов такую роль, которая соответствует роли таламуса для



сенсорных и центростремительных сигналов, направляющихся в кору больших полушарий.

На основании изучения психофармакологических веществ имеется тенденция признать, что гипоталамус играет главную роль в моторном выражении эмоциональных реакций, но тем не менее гипоталамус не делает их осознанными. Только лимбическая доля вследствие своих связей как с подкорковыми образованиями, так и с корой позволяет «осознать» эмоциональные реакции. Отсюда делается вывод, что «на уровне лимбической системы и гипоталамуса находятся органические основы психосоматической медицины»<sup>1</sup>.

Несомненно, что психотропные вещества оказывают действие на межнейронные связи-синапсы. Установлено, что вещества, действующие на уровне синапсов, не могут квалифицироваться как гормоны, поскольку они не переносятся системой кровообращения. По-видимому, эти вещества образуются в самом синапсе — месте связи двух клеток. Особенно важно отметить, что образуются и инактивируются эти вещества в течение очень короткого времени — порядка тысячной доли секунды!

Дальнейшие наши задачи и успехи в этом новом и весьма важном направлении исследований мозговых механизмов структуры и функции в значительной степени зависят от изыскания новых нейростологических и гистохимических методов исследований, совершенствования существующих, а также от изучения механизмов действия психофармакологических веществ на наиболее интимные проявления их при различных психических нарушениях.

Сущность психофармакологии состоит в изучении и установлении влияния медикаментов на психику и лечение психических заболеваний.

Можно, таким образом, сказать, что психофармакология является медикаментозной психотерапией в противоположность психологической психотерапии.

Изучение действия психотропных веществ на процессы поляризации, деполяризации, гиперполяризации и реполяризации, являющиеся основными феноменами первоначального возбуждения и торможения, является основной задачей исследования фармакодинамических свойств лечебных средств.

Исследования по воздействию психотропных веществ на различные образования головного мозга показали, что интеллектуальные процессы, эмотивно-аффективное поведение людей зависят не только от деятельности коры мозга, но и от сложных процессов в подкорковых образованиях, мозговом стволе, таламусе, гипоталамусе, ретикулярной формации, ринэнцефалоне, гиппокампе и лимбической структуре.

Психофармакологические исследования позволяют выявить некоторые важные биохимические изменения, обусловленные, по-видимому, процессами возбуждения и торможения нейронов. Исходным положением этих исследований являются известные находки Леви, который в 20-х годах впервые обнаружил в опыте, что раздражение сердечной ветви вагуса у лягушки приводит к выделению особого вещества — вагус-вещества. Это вещество было идентифицировано как ацетилхолин.

<sup>1</sup> М. Д о л и в о и Ж. М. М а й е р. Гальветака медика акта. Т. 28, кн. 4, сентябрь, 1961.



Перенос этой гипотезы и ее распространение на другие нервы привели к современному представлению о химической передаче — переноса нервных импульсов на эффекторные органы. И действительно, при раздражении моторных нервов на синапсах нервных отростков из гранул выделяется ацетилхолин.

Произвести всесторонний анализ механизма действия психотропных веществ сложно и весьма трудно по некоторым причинам.

1. Экспериментальное и клиническое исследование многих психотропных средств требует наблюдения в течение продолжительного времени.

2. Для выявления механизмов их действия необходима комплексная работа невропатологов, физиологов, биохимиков, фармакологов, патофизиологов.

Трудности выявления механизмов действия психотропных веществ можно показать на примере хлорпромазина и резерпина. Эти два вещества применяются для лечения психических заболеваний с психомоторным возбуждением. Ипрониазид и имипромин применяются при депрессиях и меланхолиях. Однако аналогичные по терапевтическому действию эти вещества химически не являются родственными. В то же время хлорпромазин по химическому строению близок не к аналогично действующему резерпину, а к имипромину. И при анализе интимного механизма действия этих двух препаратов обнаруживается существенное различие. Хлорпромазин обладает прямым подавляющим действием на эрготропную, динамогенную зону гипоталамус-ретикулярной формации, которое затормаживает систему адреналин — норадреналин. Резерпин стимулирует обмен нейрого르몬ов: серотонина, допамина, адреналина, норадреналина.

Резерпин освобождает эти вещества из гранул и блокирует их связь с гранулами. Он также влияет на АКТГ передней доли гипофиза, освобождая и блокируя его. Механизм действия имипромина менее ясен: возможно, он действует аналогично хлорпромазину на ствол.

К наиболее важным процессам деятельности организма относится существование следовых процессов в мозгу. На огромное значение их в жизнедеятельности организма указывал И. М. Сеченов. И. П. Павлов полагал, что процесс возбуждения в форме следа остается в нервной клетке долгое время: «минуты, часы, дни, а то и годы». А. А. Ухтомский, касаясь вопроса о последствии, высказывал важное положение: «И уже если роль следов вовремя заставляет учитывать себя в магнитах, в коллоидном гистерезисе, в отрезке нерва, то надо думать, что в клетке ...да еще в кортикальной, передаче следов от момента к моменту должна играть первенствующую роль»<sup>1</sup>.

Изучение характерных структурных образований нейронов и межнейрональных связей коры больших полушарий служили путем выяснения морфологической основы следовых процессов — той «чрезвычайной реактивности и запечатлеваемости, которые являются постоянным и характерным свойством этого отдела центральной нервной системы» (И. П. Павлов).

Несомненно, что в механизмах следовых явлений участвуют все клетки коры: пирамидные, звездчатые и веретенообразные. Нейроны

<sup>1</sup> А. А. У х т о м с к и й. Собрание сочинений. Т. 1. Л., 1950, стр. 215.



обладают наряду с общей для них функцией — восприятия нервных процессов — и специфической. Система пирамидных и веретенообразных нейронов, по-видимому, преимущественно обеспечивает передачу импульсов эффекторным системам подкорковых образований, их двигательным клеткам и другим областям коры полушарий. Звездчатые же клетки обеспечивают переключение импульсов, идущих по многообразным нейронам коры, и играют особую роль в создании следовых процессов. Эта гипотеза была создана нами на основании следующих предположений.

1. Система звездчатых нейронов с богатейшими дендритными разветвлениями в фило- и онтогенезе прогрессивно развивается в корковых концах анализаторов (наиболее развита в коре мозга человека).

2. Звездчатые нейроны составляют значительную часть всех клеточных элементов коры больших полушарий мозга человека. Весьма разнообразны и богаты разветвлениями дендритные и аксонные окончания звездчатых клеток, особенно в верхних слоях коры, т. е. в филогенетически наиболее новых образованиях мозга.

3. Аксоны звездчатых нейронов в отличие от аксонов пирамидных и веретенообразных клеток, как правило, не выходят за пределы коры больших полушарий, а зачастую и за пределы одного слоя.

Эти структурные особенности звездчатых клеток указывают на их специфическую роль в корковых процессах и в первую очередь во взаимосвязи между клеточными элементами коры, в сложных механизмах переключения, а также в «фиксировании» и «сохранении» поступающих в кору импульсов, о чем в свое время говорили И. М. Сеченов, С. С. Корсаков, В. М. Бехтерев, И. П. Павлов.

Посредством этих же звездчатых клеток координируется совместная деятельность различных слоев коры.

Исходя из нашей гипотезы об особой роли звездчатых нейронов, фиксирование, сохранение поступающих в кору импульсов, возникновение в коре всякой временной связи, обусловленной приходящими импульсами из периферии, зависят от состояния всех нейронов данного участка коры и особенно от состояния звездчатых нейронов, от накопленных ими «следов» опыта не только в процессе жизни, но и филогенезе.

Следует подчеркнуть, что различные области коры больших полушарий характеризуются определенным разнообразием дендритных и аксонных разветвлений звездчатых нейронов (С. А. Саркисов, 1957); это подтверждается изучением нейронных структур различных областей коры мозга (полей 44 — 45, височной области — полей 22, 21 и 39, 40). Данные этого изучения показывают особое богатство и многообразие звездчатых клеток в названных филогенетически новых областях коры больших полушарий по сравнению со старой и древней корой (рис. 102).

Эти данные подтверждают выводы И. Н. Филимонова (1949) о неравнозначности различных по филогенезу участков коры.

Наша гипотеза о некоторой специфической роли звездчатых клеток в возникновении следовых процессов в мозгу подтверждается рядом электрофизиологических исследований.



Н. Н. Любимов и Л. Г. Трофимов (1959) изучали характер электрической активности зрительного и слухового анализаторов при применении ритмических световых и звуковых раздражений. Они установили, что электрические потенциалы в зрительном анализаторе более выражены и по прекращении светового раздражения продолжают регистрироваться некоторое время. В слуховом же анализаторе изменения электрической активности менее выражены и исчезают с прекращением звукового раздражения. Н. С. Попова (1960) и др. показали, что процессы в последствии от условных раздражителей на стадии упрочения рефлекс-

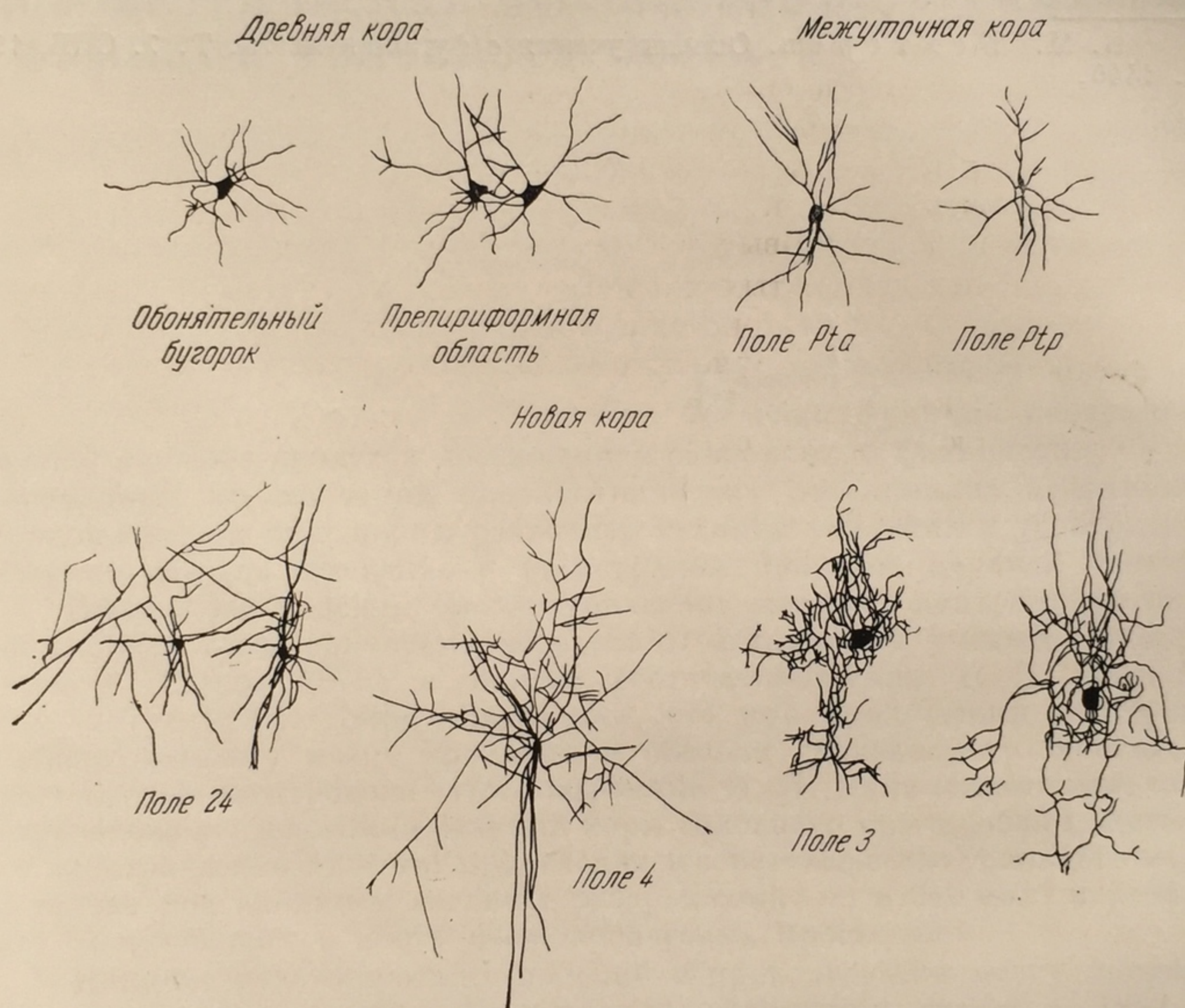


Рис. 102. Звездчатые клетки в различных областях коры мозга человека (С. А. Саркисов).

сов сохраняются в зрительной коре более продолжительно, чем в слуховой. В то же время известно, что зрительная кора характеризуется наличием более многочисленных и многообразных форм звездчатых клеток.

В начале XX века В. М. Бехтерев писал: «Таким образом, все вышеприведенные данные не оставляют сомнения в том, что теменно-затылочная и частью височная области, не занятые чувствительными центрами, служат местом вторичного отражения образов восприятия, будучи предназначены главным образом для образования и хранения конкретных отпечатков и для сочетания этих отпечатков друг с другом.



Этим самым, очевидно, определяется и тесное отношение вышеназванной области к памяти и репродуктивной деятельности, которая всегда страдает более или менее резким образом при ее разрушении, вследствие чего поражение этой области в раннем возрасте должно неизбежным образом приводить к идиотизму, а у взрослых разрушение той же области — приводить к развитию слабоумия с глубоким ослаблением памяти и нарушением способности ориентирования в окружающем пространстве»<sup>1</sup>. Несомненно, развитие микроэлектродной методики изучения клеток нервной ткани расширит наши понятия о механизмах сложных процессов высшей нервной деятельности.

<sup>1</sup> В. М. Бехтерев. Основы учения о функции мозга. Т. 7. СПб, 1907, стр. 1440.

БИОЭЛЕКТРИЧ  
И ФУНКЦИИ

нервной си  
современн  
нервной си  
вованием м  
Перви  
ной систем  
Кэтоном (К  
ским (1875  
к обнаруж  
прохожден  
метрически  
что электр  
не только  
тате проте  
Нали  
при отсутс  
И. М. Сече  
ности «сп  
мозга.

В 1913  
биоэлектрич  
неполяризу  
логическом  
В 1925  
анализу пот  
раздражений



## БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Биоэлектрический метод изучения функции центральной нервной системы является достижением современной физиологии. Успех современных исследований биоэлектрических потенциалов центральной нервной системы обусловлен развитием техники усиления и усовершенствованием методов отведения и регистрации биотоков нервной системы.

Первые наблюдения биоэлектрических явлений центральной нервной системы были одновременно сделаны английским ученым Рихардом Кэтоном (Caton, 1875) и нашим соотечественником В. Я. Данилевским (1875—1876). Кэтон обнаружил, что при приложении электродов к обнаруженному мозгу кроликов и обезьян гальванометр показывает прохождение электрического тока. Произведенные В. Я. Данилевским гальванометрические исследования реакций коры головного мозга собак показали, что электрические явления происходят в сером веществе головного мозга не только под влиянием внешних раздражений, но и без них, в результате протекающих в мозгу физиологических процессов.

Наличие гальванических явлений в продолговатом мозгу лягушки при отсутствии внешних раздражений обнаружил также в 1882 г. И. М. Сеченов, который считал эти проявления электрической активности «спонтанными», отражающими возбуждение продолговатого мозга.

В 1913 г. В. В. Правдич-Неминский показал наличие «спонтанных» биоэлектрических явлений обнаженного мозга собаки при помощи неполяризующихся глиняных электродов, обернутых смоченной в физиологическом растворе ватой.

В 1925 г. появились новые работы В. В. Правдич-Неминского по анализу потенциалов мозга, возникающих при отсутствии внешних раздражений.

В. В. Правдич-Неминскому впервые удалось получить запись биотоков мозга человека через неповрежденный череп и покровы головы. Эти исследования показали, что через костную ткань можно получать



кривые спонтанных биотоков, но амплитуда их меньше, чем биотоков, полученных непосредственно от мозговой ткани (рис. 103).

В. В. Правдич-Неминский назвал полученную в виде кривых запись биоэлектрических явлений мозга электроцереброграммой. На основе анализа этих записей он установил 6 различных по частоте и амплитуде типов колебаний потенциалов моторной и зрительной областей коры (рис. 104). Колебаниями первого порядка он обозначал частоты 10—15 колебаний в секунду, второго порядка — 20—30 колебаний в

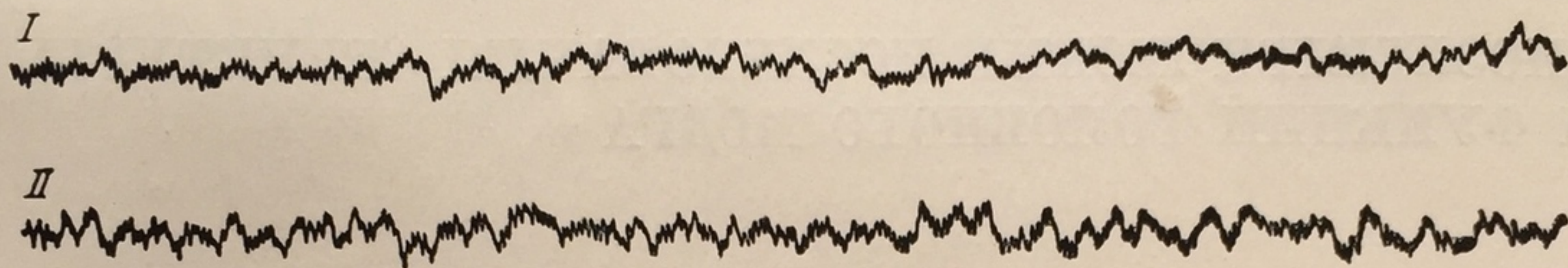


Рис. 103.

I — биоэлектрические токи с моторной зоны через костную ткань; II — биоэлектрические токи той же области, полученные непосредственно от мозговой коры.

секунду. Колебания первого порядка в дальнейшем получили название так называемого альфа-ритма, а колебания второго порядка — бета-ритма. Волны продолжительностью 0,1—1,2 секунды стали впоследствии называться медленными, или дельта-волнами.

В. В. Правдич-Неминскому также впервые удалось установить изменения колебаний потенциала при сосудистых заболеваниях мозга. Он показал на собаках, что амплитуда ритмических колебаний потенциалов (на электроцереброграмме) по мере потери крови постепенно снижается, а ритм колебаний удлиняется.

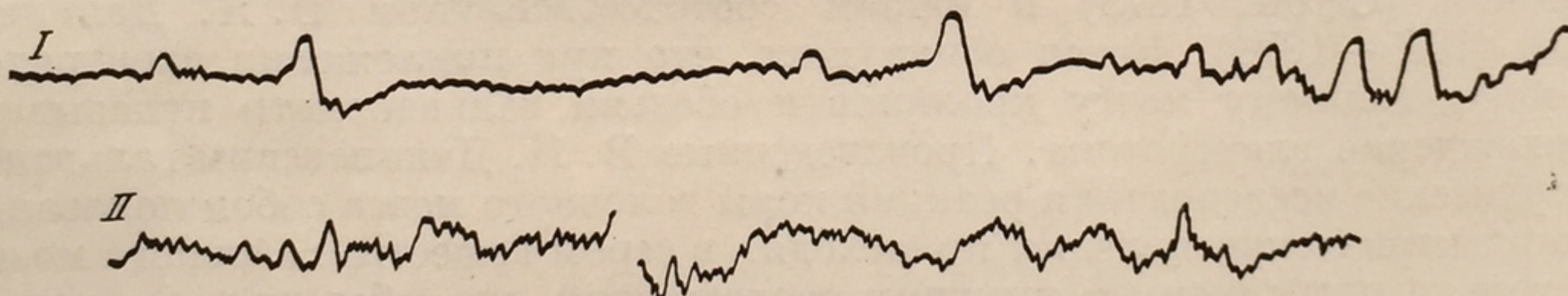


Рис. 104.

I — биотоки area striata при зрительном раздражении глаза, полученные через костную ткань; II — биотоки area striata, полученные непосредственно от коры мозга.

В 1929 г. Бергер (Berger) впервые исследовал биоэлектрические явления мозга человека при различных нервно-психических заболеваниях. В качестве электродов он пользовался обычными иглами, вкалывая их под сухожилия мышц в области лба и затылка. Он предложил методику записи биотоков в изоляции испытуемого от всех возможных внешних воздействий и всяких напряжений и беспокойств. Такая методика позволила обнаружить спонтанные биоэлектрические явления мозга и изменения этих колебаний при внешних раздражениях, при напряжении внимания или при решении испытуемыми задач.

Бергер, так же как и В. В. Правдич-Неминский, различал колебания потенциала и в зависимости от длины волны утверждал, что короткие бета-волны длиной 30—40  $\sigma$  проявляются на электроэнцефалограммах как спонтанные, отражающие физиологическую деятельность мозга,



а длинные альфа-волны длиной 90—100  $\sigma$  являются выражением специфической функции мозга — психической деятельности человека.

Данные исследований Бергера были подтверждены работами Эдриана и Метьюса (Adrian, Matthews, Кембридж, 1936). В 1930—40-х годах осциллографическая аппаратура позволяла записывать мозговые колебания меньше 0,0001 доли секунды с напряжением до 5 и даже до 1  $\mu v$ .

За сравнительно небольшой срок с 1940 по 1950 г. электроэнцефалографический метод исследований обогатил наши представления о механизмах нервной деятельности. Изучались характеристики и природа биоэлектрических явлений, амплитуда и сила отдельных видов биотоков при различных состояниях организма и мозговой деятельности и т. д.

Хилл (Hill), Джиббс (Gibbs) и др. в книге «Электроэнцефалография» (1950), написанной на основе 50-летнего изучения физиологии нервных волокон и примерно 20-летнего изучения электрофизиологии головного мозга, пришли к заключению, что неизвестно, зависят ли спонтанные и другие ритмы от импульсов, вроде аксонных, выключенных из фазы, или от более длительных колебаний потенциала, от размеров, характера и последующих (вторичных) потенциалов (after — potentialis). Они также отмечают, что неизвестно, чем определяется частота, неизвестно, что такое «положительное» или «отрицательное» в приложении к активности или возбудимости нейронов и что только начинает выясняться взаимная связь между отдельными областями головного мозга как функциональных компонентов субстрата электроэнцефалограмм.

Поэтому следует подчеркнуть, что нередко приходится отказываться от учета многих деталей физиологии коры головного мозга при установлении некоторых соотношений между патофизиологией и данными электроэнцефалограммы.

И. С. Беритов<sup>1</sup> в 1943 г. указывал, что спонтанная активность зависит от трех взаимодействующих факторов: функционального состояния нейронов исследуемой области коры, структурной организации ее и характера межцентральных связей отдельных зон коры. Бета-ритмы же возникают в результате распространения периодического возбуждения по нервным кругам, которое активизирует дендритное сплетение и синапсы. Активное состояние последних выражается на электроэнцефалограмме в виде альфа-ритма. Таким образом, альфа- и бета-волны возникают в результате деятельности разных субстратов нейрона. Двухфазный характер альфа- и бета-ритмов обуславливается возбуждением вначале поверхностных слоев коры, а затем распространением возбуждения по межнейрональным связям и внутренним слоям.

Изучение минимальных колебаний электрических токов мозговой ткани позволило выделить волны, являющиеся токами мозговой ткани (рис. 105), и колебания, возникающие в результате воздействия внешних раздражений на афферентные системы. За первыми утвердилось название «спонтанных колебаний», а за вторыми, возникающими в результате раздражений афферентных систем, — «вызванных потенциалов». Необходимо подчеркнуть, что эти обозначения являются условными, так как спонтанные токи — это результат постоянного действия минимальных раз-

<sup>1</sup> И. С. Беритов. О природе спонтанной электрической активности центральной нервной системы. Тбилиси, 1943.



дражений внешней и внутренней среды, которые создают условия для состояния бодрствования всего организма.

Г. Д. Смирнов (1956), анализируя природу спонтанных ритмических колебаний биопотенциала коры головного мозга, приходит к справедливому заключению о том, что эти колебания... «характеризуют определенное состояние функциональной готовности коры, регулируемой главным образом за счет тонизирующих влияний из подкорки (главным образом ретикулярной формации), и вместе с тем отражают электротоническое взаимовлияние нейронов и их скоплений, создаваемое самими потенциалами»<sup>1</sup>.

Термин «вызванный потенциал» применяется для обозначения электрических изменений, возникающих в мозговых структурах при адекватном раздражении центрального или периферического отдела одного из анализаторов, при электрическом раздражении приводящего нерва или мозга. Вызванный потенциал обнаруживается в различных звеньях того анализатора, к которому адресовано раздражение, и в мозговых структурах, находящихся за его пределами. Внешний раздражитель обычно вызывает не один, а несколько следующих друг за другом потенциалов — серию. В последней выделяют первичные и вторичные компоненты.

Латентный период, длительность и ряд других характеристик вызванных потенциалов имеют свои особенности в различных отделах мозга, обусловленных в свою очередь структурными особенностями этих образований (рис. 106, 107).

Вызванные потенциалы обычно изучались на наркотизированных животных (при этом запись производилась с открытого мозга) или у нормально бодрствующих животных в условиях хронического эксперимента (А. И. Ройтбак, 1958; В. Г. Скребицкий, 1960; А. Я. Супин, 1961).

В. Г. Скребицкий (1960) показал, что между вызванными потенциалами и спонтанной активностью существует закономерная связь. Латентный период и длительность протекания вызванных потенциалов удлиняются в тех случаях, когда в фоновой записи преобладают медленные колебания, и укорачиваются, когда спонтанная активность в основном состоит из быстрых ритмов (рис. 108, 109).

Биоэлектрические колебания мозга человека отличаются от колебаний мозга животных: электроэнцефалограмма человека характеризуется гораздо большей регулярностью альфа-ритма. При этом мнение отдельных исследователей о наличии альфа-ритма только в затылочной коре не подтвердилось (см. рис. 109). Он проявляется в разных областях коры мозга. В настоящее время точно изучены характерные особенности электроэнцефалограмм, отведенных из различных областей коры больших полушарий. Наши исследования показали, что у различных животных имеются отличительные признаки кривых биоэлектрических колебаний, отводимых от одних и тех же архитектурных полей коры (областей моторной, зрительной и др.), что, по-видимому, обусловливается структурными особенностями корковых полей (рис. 110 — 114).

Различия электроэнцефалограмм отдельных архитектурных полей особенно хорошо выражены у взрослых животных. Например,

<sup>1</sup> Г. Д. Смирнов. Ритмические электрические явления в центральной нервной системе, их происхождение и функциональное значение. Успехи современной биологии, 1956, 42, 3(6), 320—342.



различия между биоэлектрическими явлениями моторной и зрительной области коры мозга выявляются в том, что моторная область характеризуется значительно меньшими амплитудами, чем зрительная (рис. 115).

Исследованиями сотрудников Института мозга (С. А. Саркисов и др.) было показано, что различие биоэлектрических явлений обуслов-

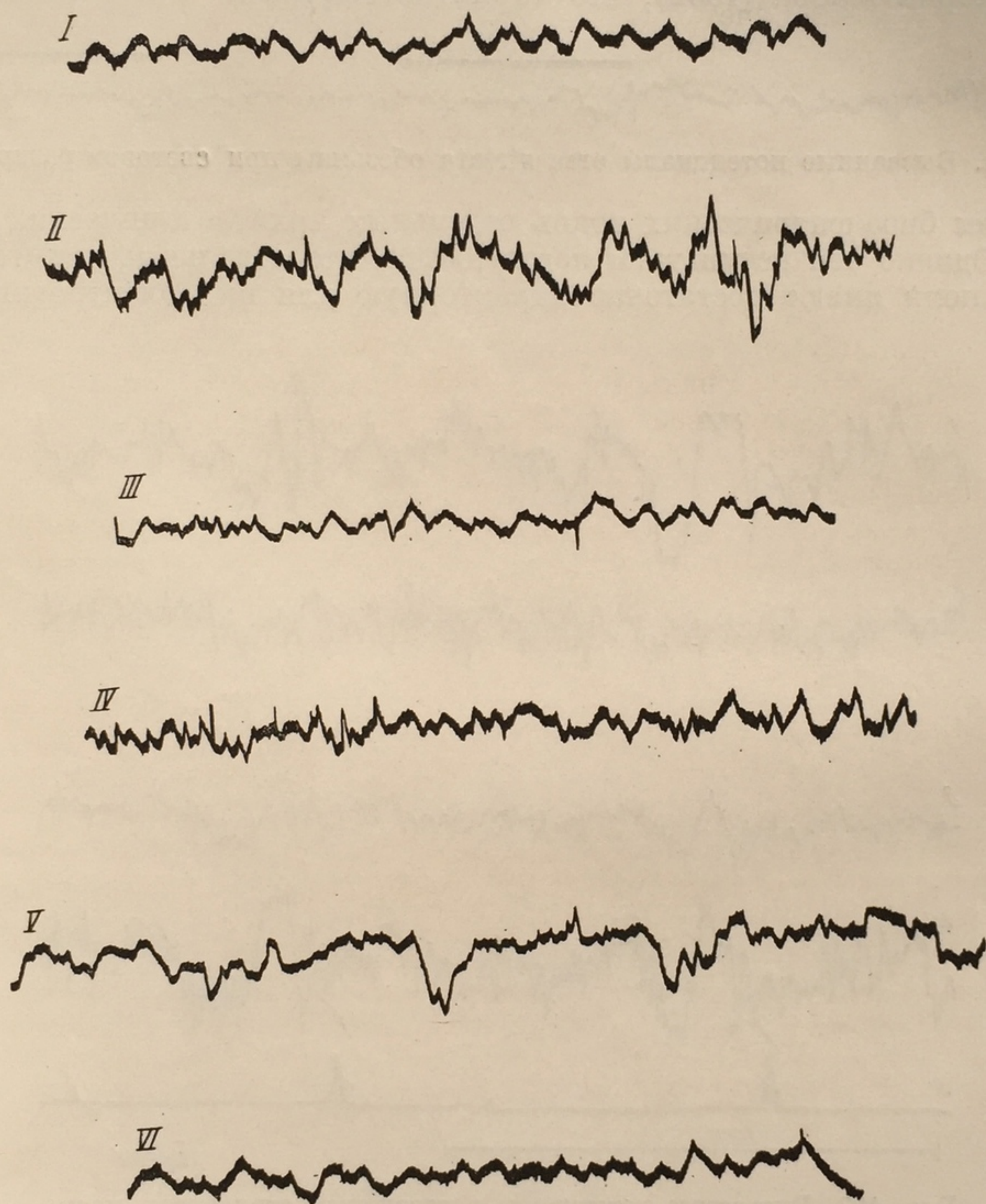


Рис. 105. Собственные токи отдельных полей коры мозга кролика.

I — моторная область; II — зрительная область (area striata); III — слуховая область; IV — теменная область (regio parietalis); V — (area retro) splenialis granularis dorsalis; VI — bulbus olfactorius.

лено особенностями клеточных структур: архитектурные поля с более выраженной мелкоклеточностью II и IV слоя (например, поля зрительной области коры) характеризуются большими амплитудами колебаний, формации коры с крупными клеточными образованиями (например, моторная область) характеризуются невысокими биоэлектрическими колебаниями (рис. 116).



М. Н. Ливанов путем математического анализа электроэнцефалограмм зрительной и моторной областей коры большого мозга крысы и кролика подтвердил зависимость больших амплитуд от функционирования мелких клеток II и IV слоя (рис. 117, 118).

Результаты наших исследований не дают основания подтвердить вывод Корнмюллера (1932), что «архитектоническая граница является

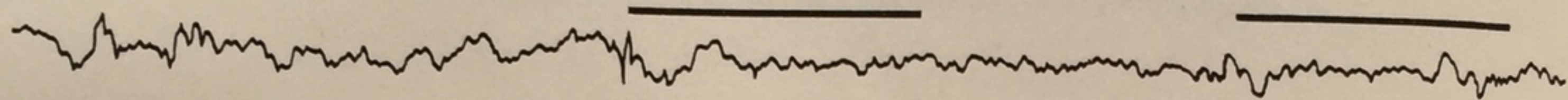


Рис. 106. Вызванные потенциалы area striata обезьяны при световом раздражении.

барьером биоэлектрических токов отдельных архитектурных формаций». Однако эти результаты подтвердили, что отдельные архитектурные поля имеют достаточно характерную для них электроэнцефало-

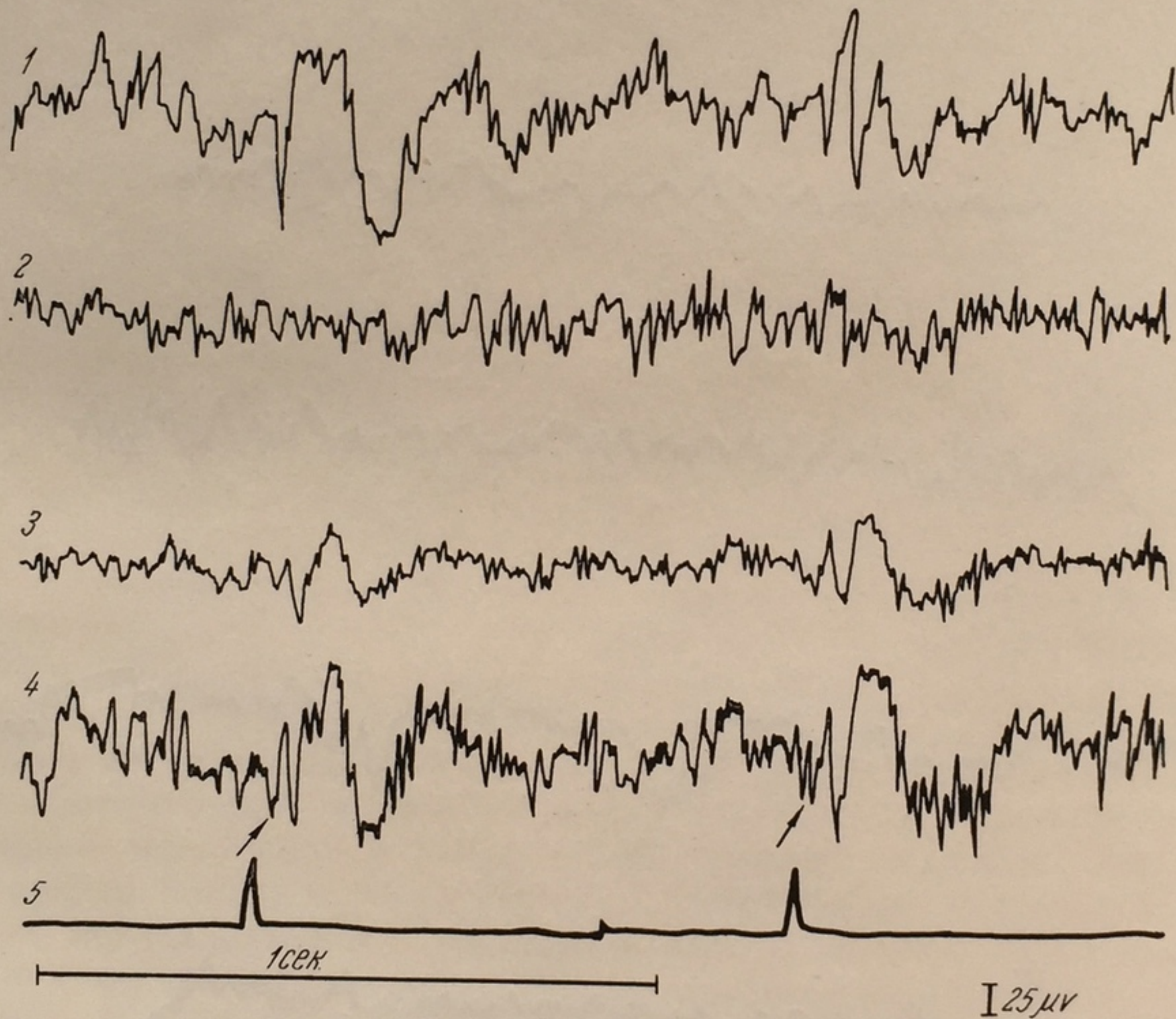


Рис. 107. Вызванные потенциалы в различных структурах мозга.

1 — латеральное коленчатое тело; 2 — двигательная область (gyr. sigmoideus post.); 3 — слуховая область (gyr. ectosylvius); 4 — зрительная область (gyr. marginalis); 5 — отметка светового раздражения. Стрелками отмечены «первичные ответы» зрительной области.

графическую кривую и что появление токов действия в одном поле известным образом влияет на биоэлектрические токи соседнего поля. Так, например, при световом раздражении появление токов действия в зрительной области сопровождается значительным снижением амплитуды колебания биоэлектрических токов в соседней париетальной области (рис. 119).

Нами сопоставлялись (1934) характерные особенности биотоков действия двух рядом расположенных архитектурных полей (area



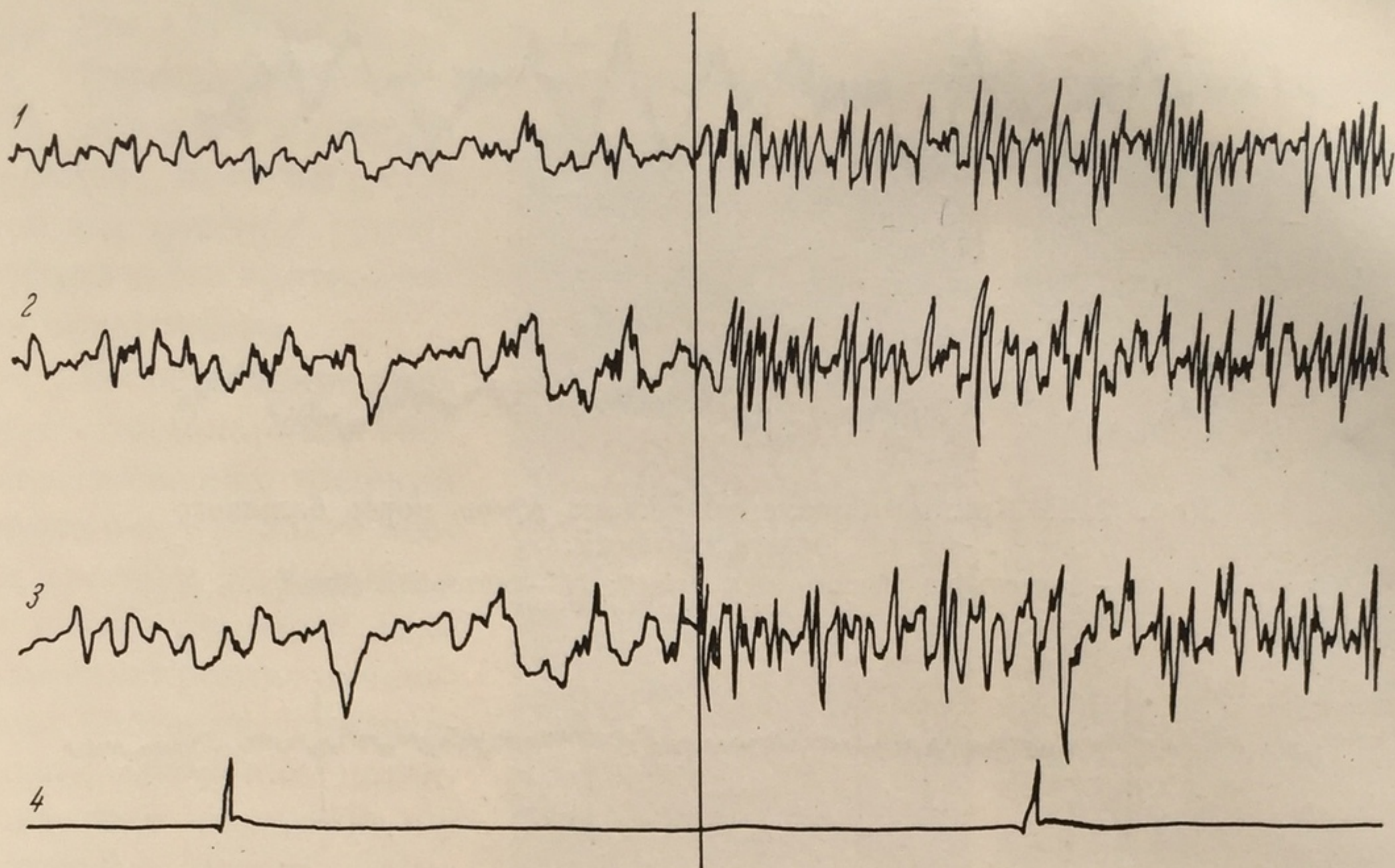


Рис. 108. Вызванные потенциалы при различных функциональных состояниях животного (собака).

Левая половина записи — животное дремлет; правая половина записи — животное разбужено.

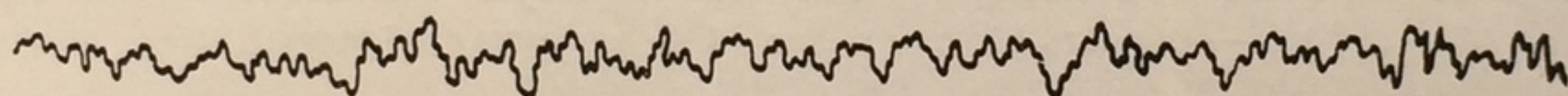


Рис. 109. Электрограмма базальной части головного мозга здорового человека (по Новиковой и Агеевой-Майковой).

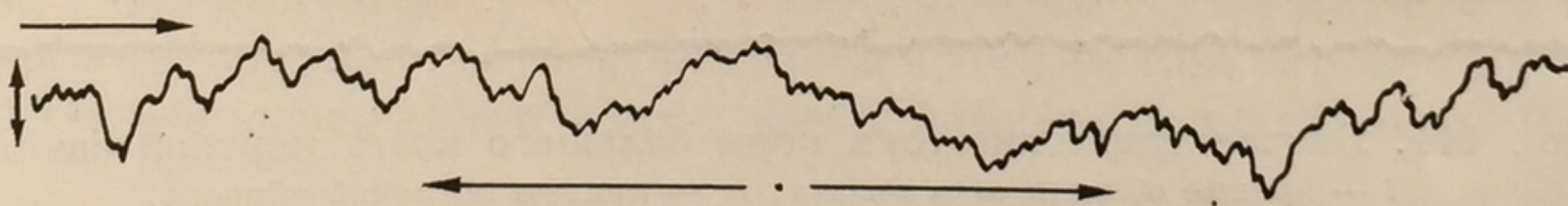


Рис. 110. Спонтанные токи с area striata кролика. Правое полушарие.

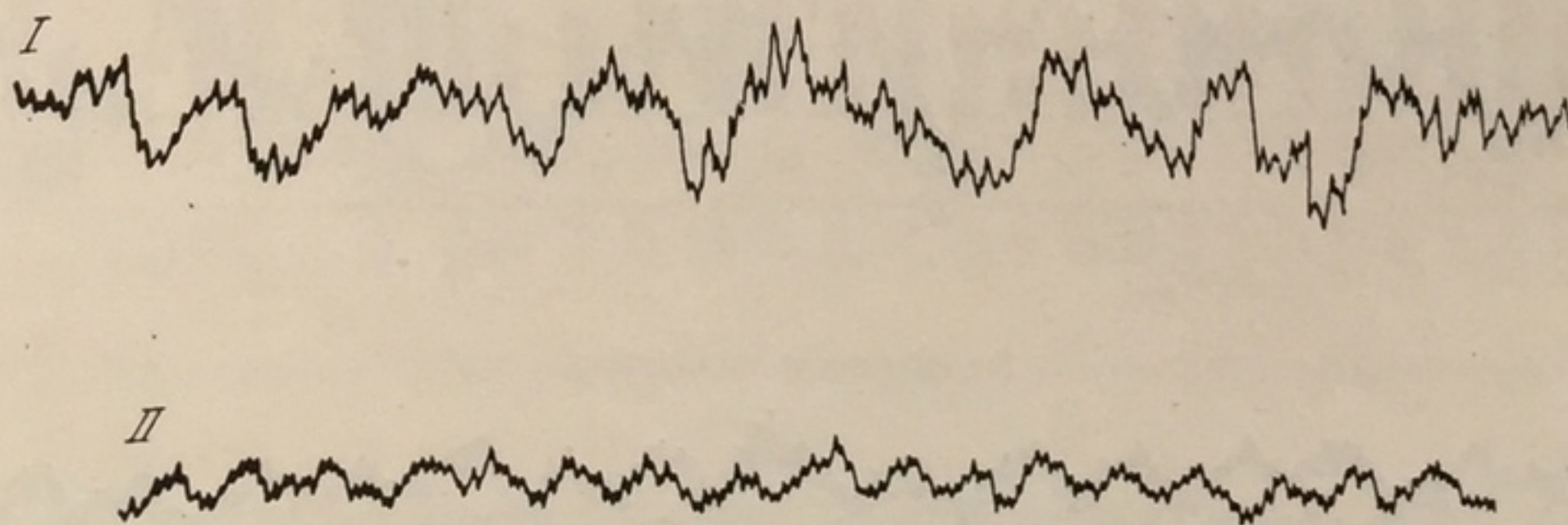


Рис. 111. Биоэлектрические явления коры большого мозга собаки.

I — кривые зрительной области area striata; II — кривые моторной области.



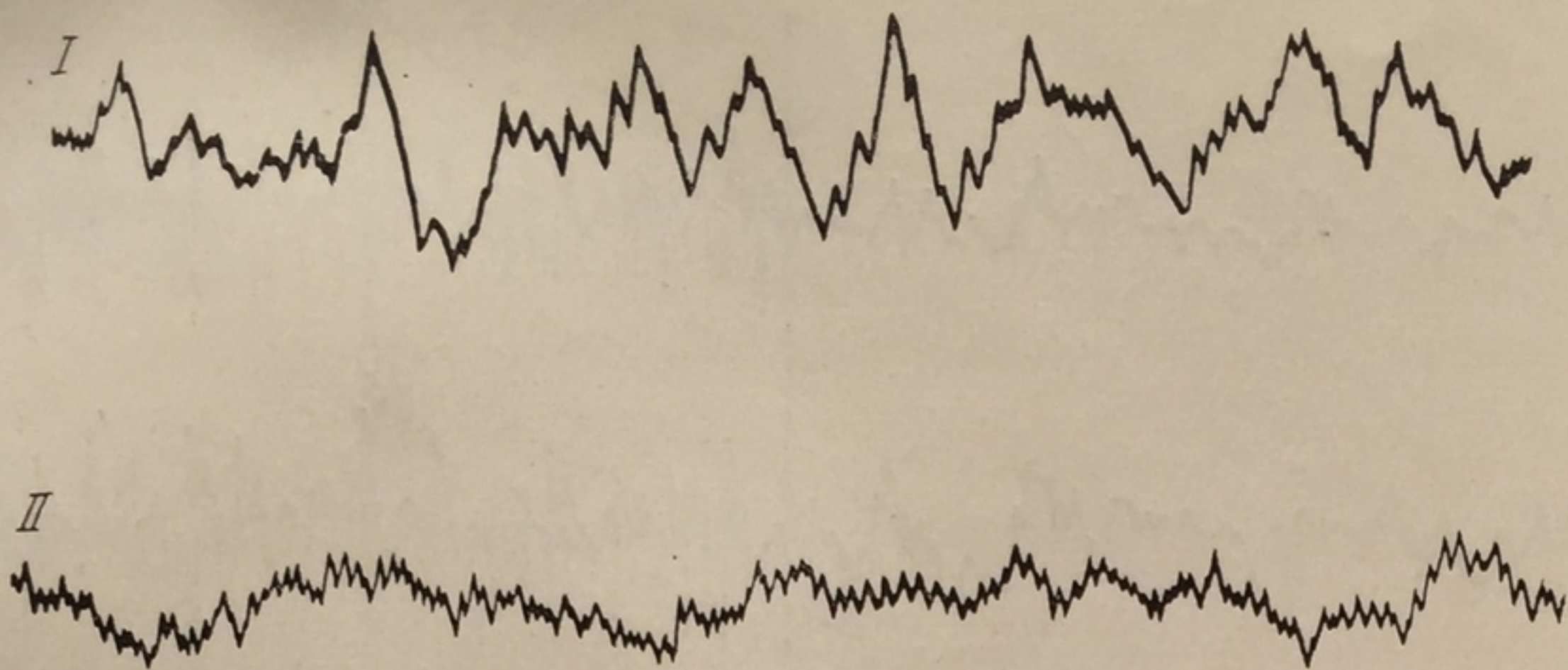


Рис. 112. Кривые биоэлектрических токов коры большого мозга кролика.

I — зрительная область area striata; II — моторная область.

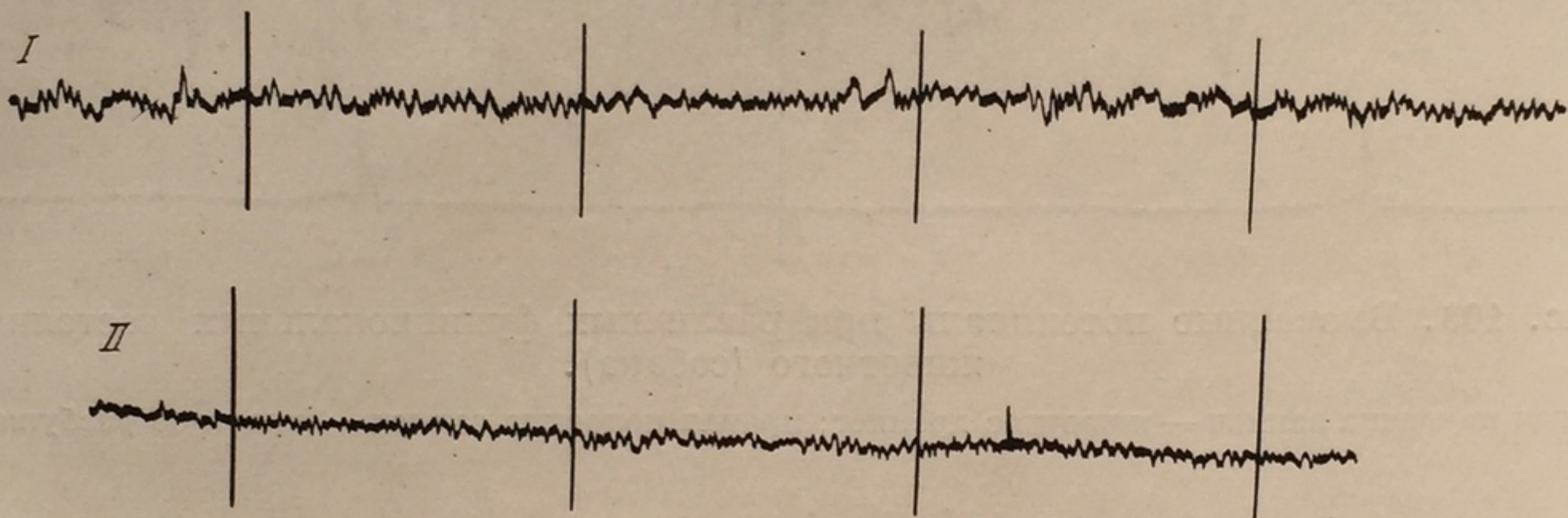


Рис. 113. Кривые биоэлектрических токов коры большого мозга крысы.

I — область area striata; II — моторная область.

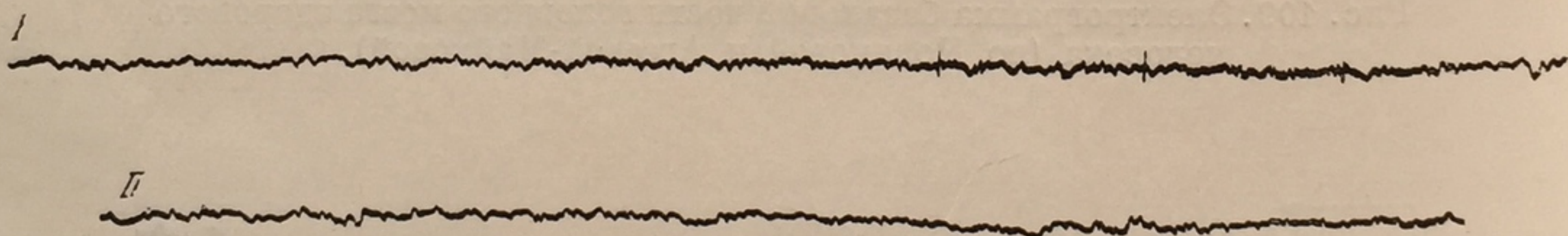


Рис. 114. Биоэлектрические токи коры большого мозга морской свинки.

I — кривые области area striata; II — кривые моторной области.

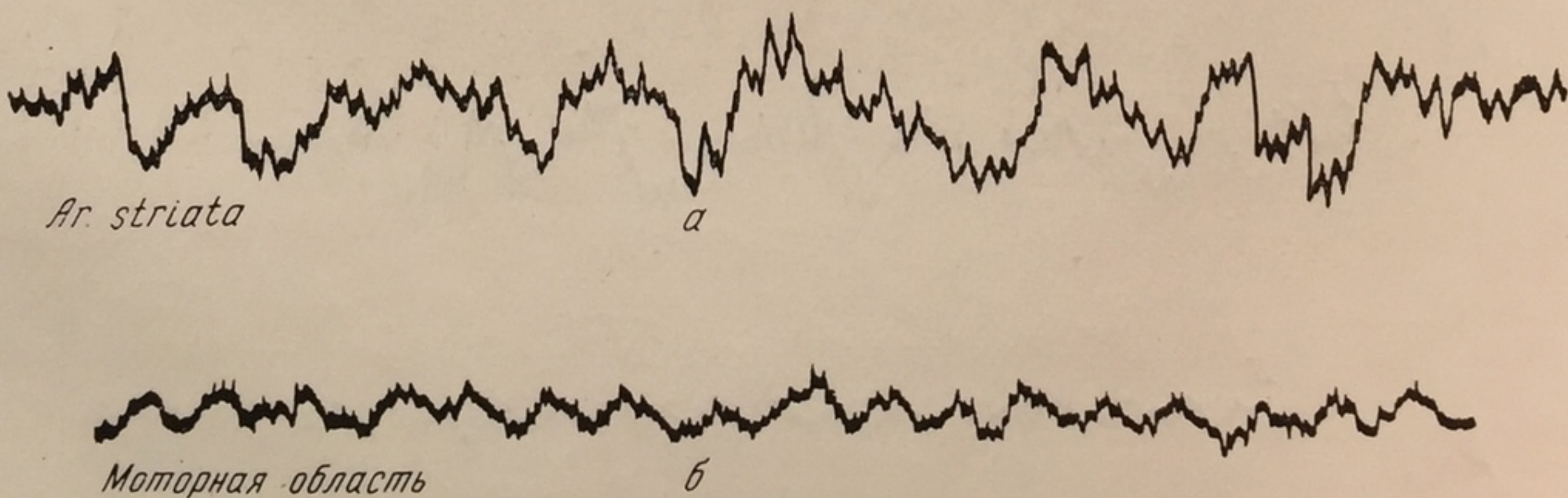


Рис. 115.

a — area striata; б — моторная область.

striata и regio P  
тур (рис. 120).  
Биоэлектри  
ной, моторной  
тальной) изме  
при выключен  
торной части зр  
го анализатора

Сопоставле  
вых стационар  
электрических  
зрительной обл  
га кролика до  
и после удале

выявляет резки  
ния биотоков:  
льное снижен

циалов и выпа  
которых част  
121, 122). Одно

отмечаются и  
биоэлектричес

ний в пар  
области: зна

увеличение ам  
выпадение о  
ных частот,

от тех, котор  
дали в зр  
области. Из

биотоков в мот  
лов, но в мене

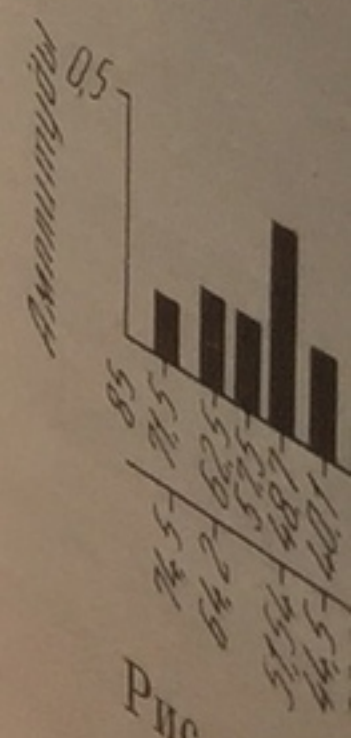


Рис. 117.

клеточных стр  
коры мозга у  
существенных



striata и regio parietalis) с особенностями их архитектурных структур (рис. 120).

Биоэлектрические явления отдельных областей коры мозга (зрительной, моторной и парietoальной) изменяются при выключении рецепторной части зрительного анализатора.

Сопоставление кривых стационарных биоэлектрических явлений зрительной области мозга кролика до удаления и после удаления глаз выявляет резкие изменения биотоков: значительное снижение потенциалов и выпадение некоторых частот (рис. 121, 122). Одновременно отмечаются изменения биоэлектрических явлений в парietoальной области: значительное увеличение амплитуд и выпадение определенных частот, отличных от тех, которые выпадали в зрительной области. Изменения биотоков в моторной области выявлялись в увеличении амплитуд потенциалов, но в менее выраженной форме, чем в парietoальной области. Изучение



Рис. 116.  
а — area striata; б — моторная область.

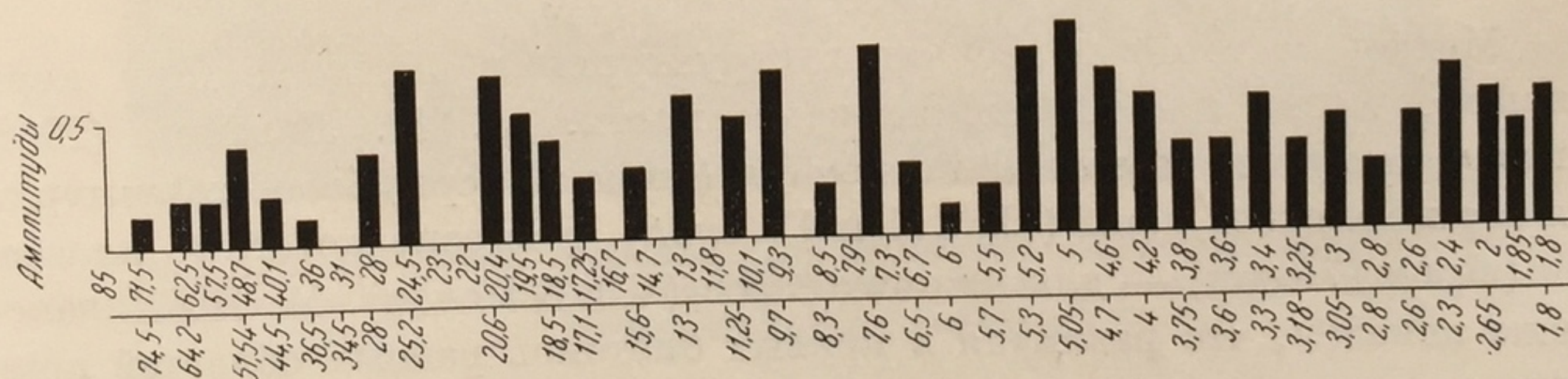


Рис. 117. Анализ кривых биотоков моторной области коры мозга кролика.

клеточных структур на сериальных препаратах всех этих трех областей коры мозга у подопытных кроликов с удаленными глазами не выявило существенных изменений по сравнению со структурой тех же областей



кору нормального кролика. Эти данные позволяют сделать вывод о существовании более сложных взаимосвязей между структурой и функцией, а именно зрительная область является не только структурным образованием зрительных функций. Изменения биотоков париетальной области обусловлены не только топической близостью этих областей, но и, по-видимому, наличием клеточных элементов, относящихся по своему функциональному значению к зрительному анализатору.

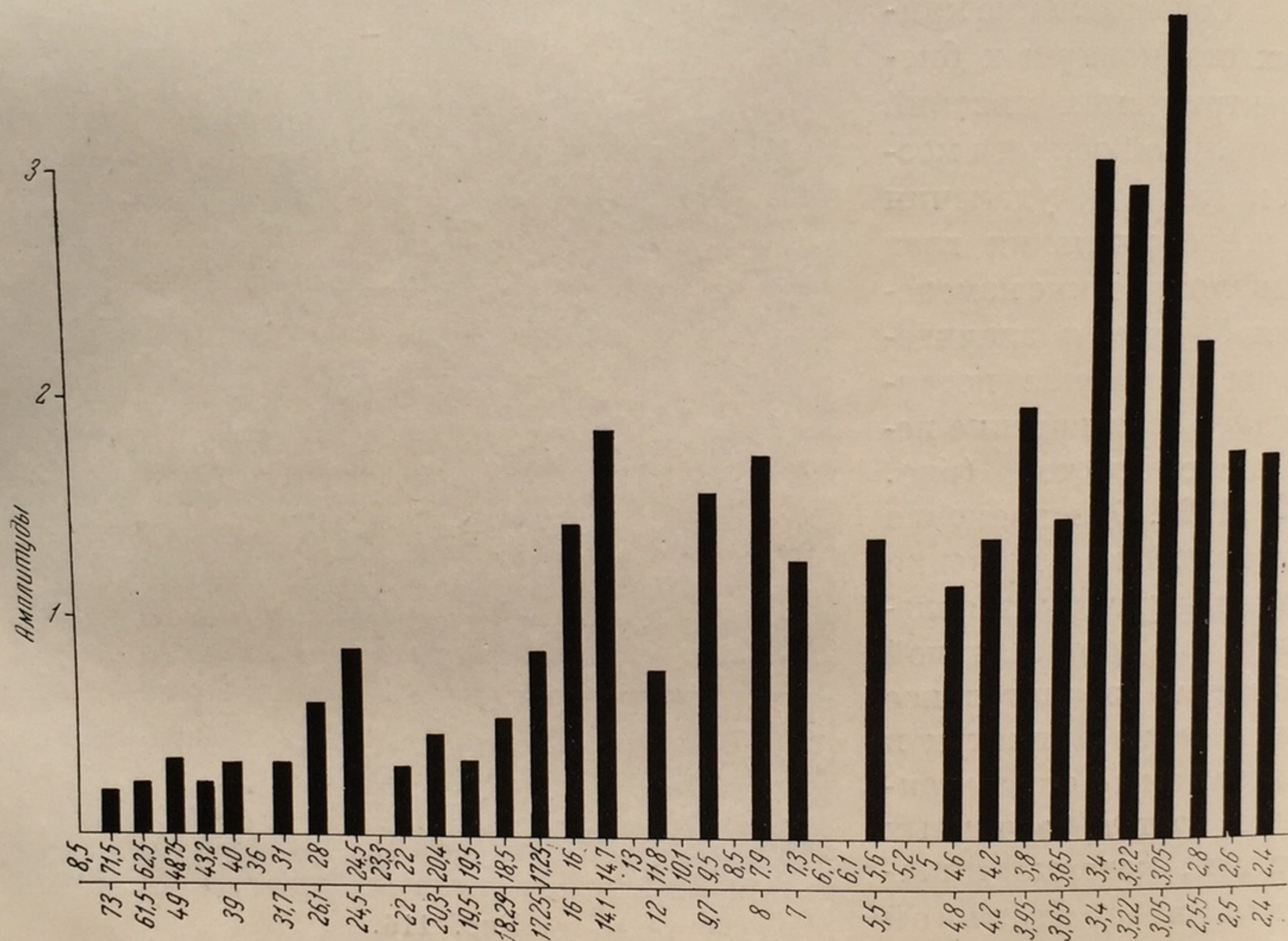


Рис. 118. Анализ кривых биотоков области area striata мозга кролика.

Между частотой колебания и структурными образованиями коры большого мозга имеется также зависимость. М. Н. Ливанов (1938) показал, что низкочастотные колебания (ниже 17 герц) более характерны для верхних слоев коры (II, III и IV слоя), а высокочастотные колебания (выше 17 герц) — для нижних слоев (V и VI слоя). М. Н. Ливанов также показал, что различия в кривых биотоков разных областей коры мозга являются следствием преобладания отдельных определенных частот (рис. 123, 124). Изучение природы ритмов электрической активности головного мозга еще далеко до своего завершения.

По мнению И. С. Беритова, ритмы возникают в результате деятельности разных субстратов нейрона.



Н. В. Голиков (1950, 1956) для объяснения происхождения ритмов использует данные и концепцию Н. Е. Введенского о функциональном состоянии субстрата. Н. В. Голиков считает, что медленные колебания

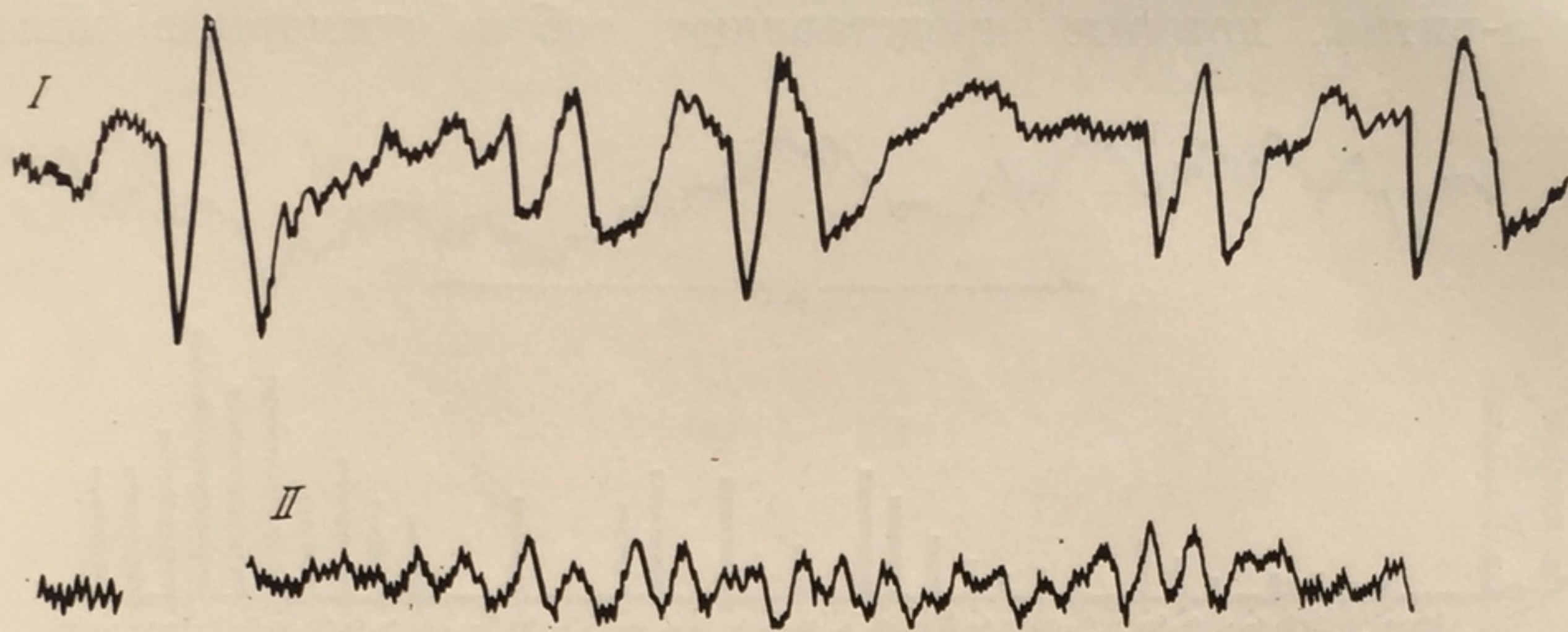


Рис. 119.

I — токи действия area striata; II — regio parietalis.



Рис. 120. По обеим сторонам разреза имеется различная архитектурная картина. Стрелка показывает границу различных архитектурных структур.

типа альфа-ритма являются отражением местного пульсирующего возбуждения, которое наблюдается при сравнительно невысоком уровне функциональной подвижности нервных клеток.

Когда функциональная подвижность нервных клеток снижается настолько, что возникает состояние торможения, наблюдается замедление



альфа-ритма и появление тета- и дельта-волн. Поэтому по продолжительности и частоте колебаний можно судить о функциональном состоянии нейронов, о степени их возбуждения или торможения.

Под воздействием импульсации появляются быстрые колебания бета- и гамма-ритма, которые представляют собой суммарные колебания

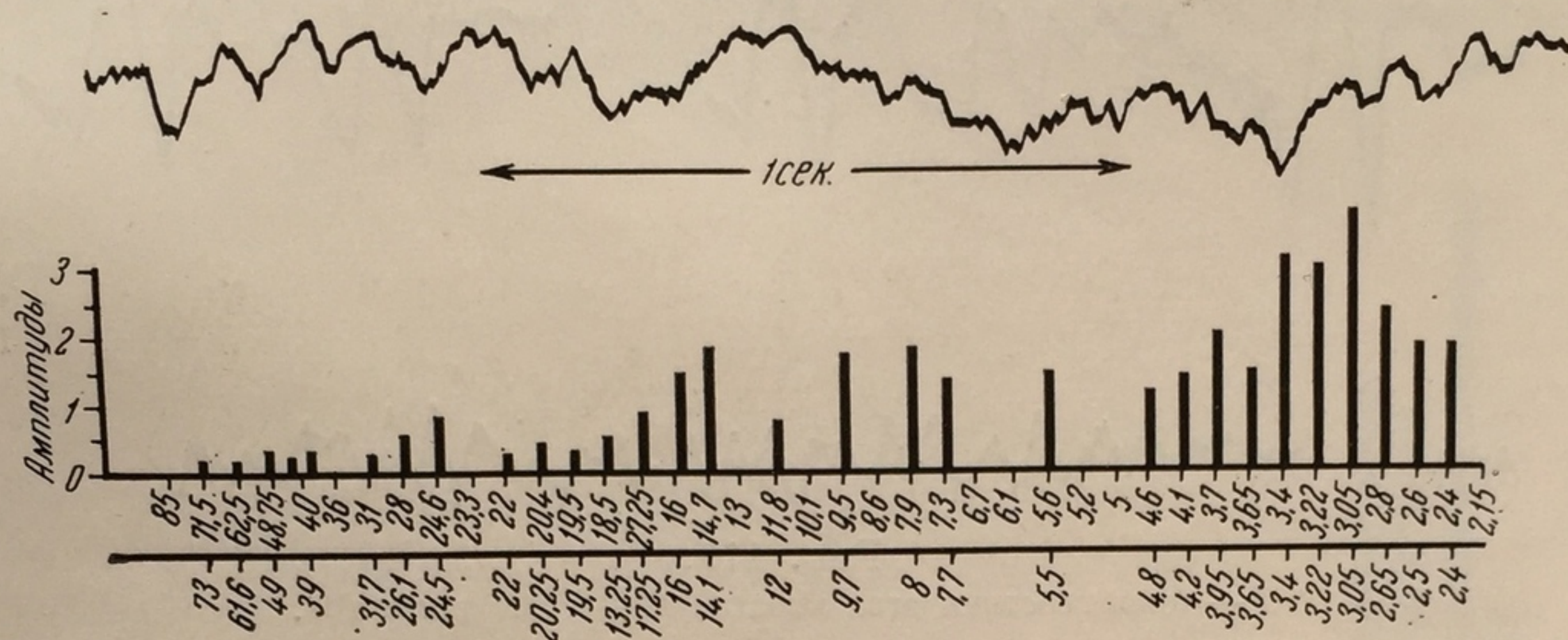


Рис. 121. Наверху — типичная кривая биотоков зрительной области мозга кролика с характерными медленными колебаниями высокого вольтажа; внизу — анализ кривой, дающий точную характеристику частот и амплитуд потенциалов «нормальных» биотоков зрительной области коры.

электрической активности нервных центров. Амплитуда медленных колебаний будет максимальной при определенном, несколько сниженном, но оптимальном уровне функциональной подвижности нервных клеток. При повышении или понижении этого уровня функциональной подвижности медленные ритмы исчезают.

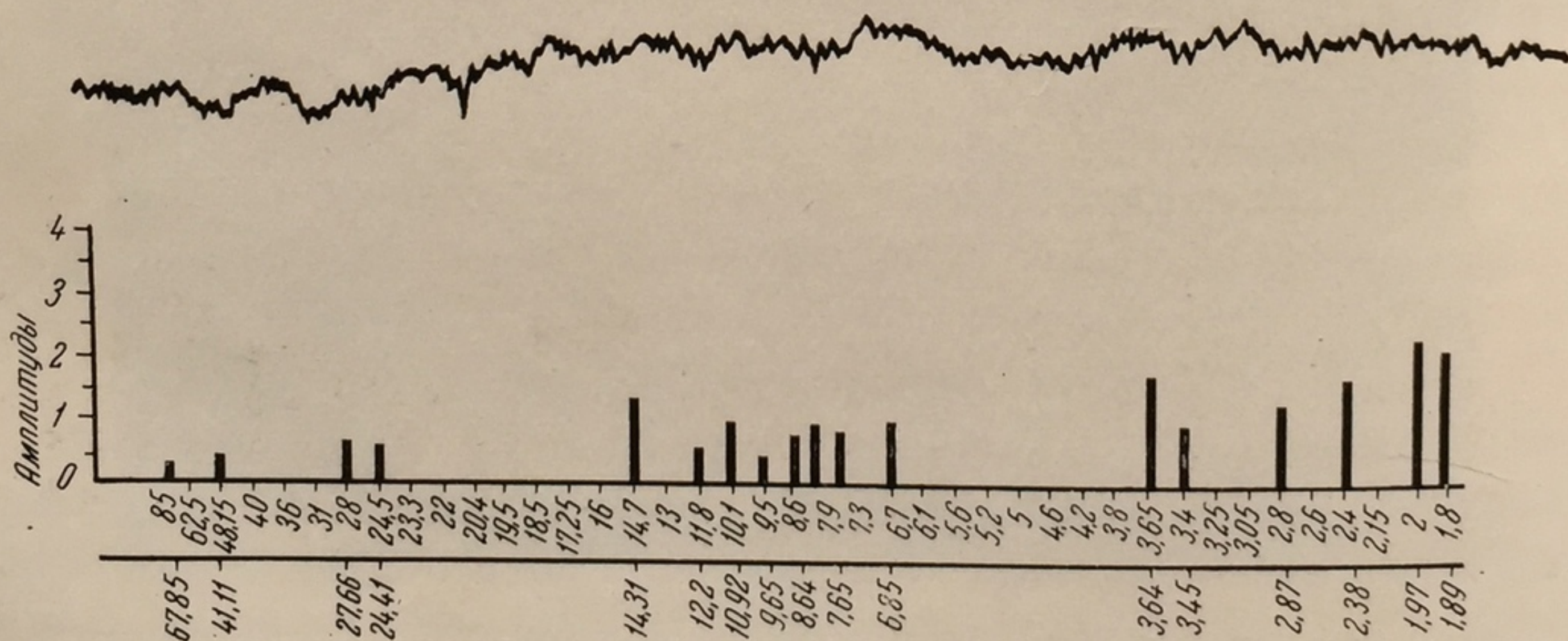


Рис. 122. Наверху — биотоки зрительной области мозга кролика; внизу — анализ кривой.

На динамику потенциалов мозга несомненно оказывают влияние различные изменения метаболизма в нервных клетках, особенно при их патологии. Нет прямой однозначной зависимости между метаболизмом и ритмами, их частотой и формой на электроэнцефалограмме. Известно, что различные изменения метаболизма в случае тяжелой патологии нерв-



ного субстрата и изменения метаболизма при сонном торможении проявляются на электроэнцефалограммах одними и теми же показателями в виде дельта- или тета-волн. Это объясняется тем, что электрическая активность отражает функциональную лабильность субстрата, которая может одинаково изменяться при действии различных специфических причин, например, будет ли это поражение мозга или только сонное торможение.

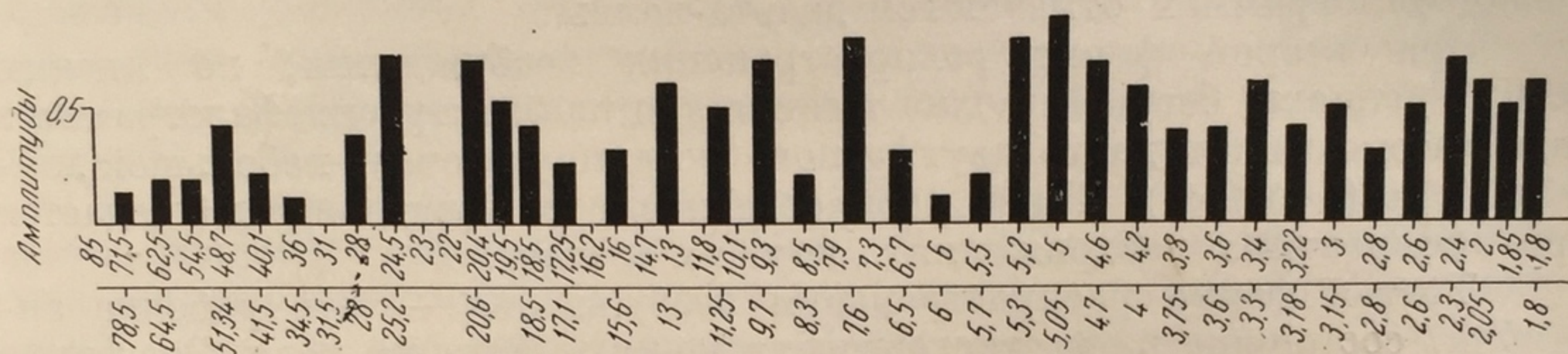


Рис. 123. Спектр кривой, снятой с поверхности моторной зоны (из опыта № 104).

Интересные представления о связях биоэлектрических процессов с различными формами нервного возбуждения были созданы В. С. Русиновым (1954). Он считает, что возбуждение может распространяться по аксонам центральной нервной системы в трех формах: 1) распространяющегося местного возбуждения, 2) бегущих волн (импульсов) и 3) длительно непрерывных передач влияний электротонического типа, открытых Н. Е. Введенским в 1920 г.

При первой форме местное возбуждение, не развиваясь в текущий импульс, распространяется как местное возбуждение по аксонам на

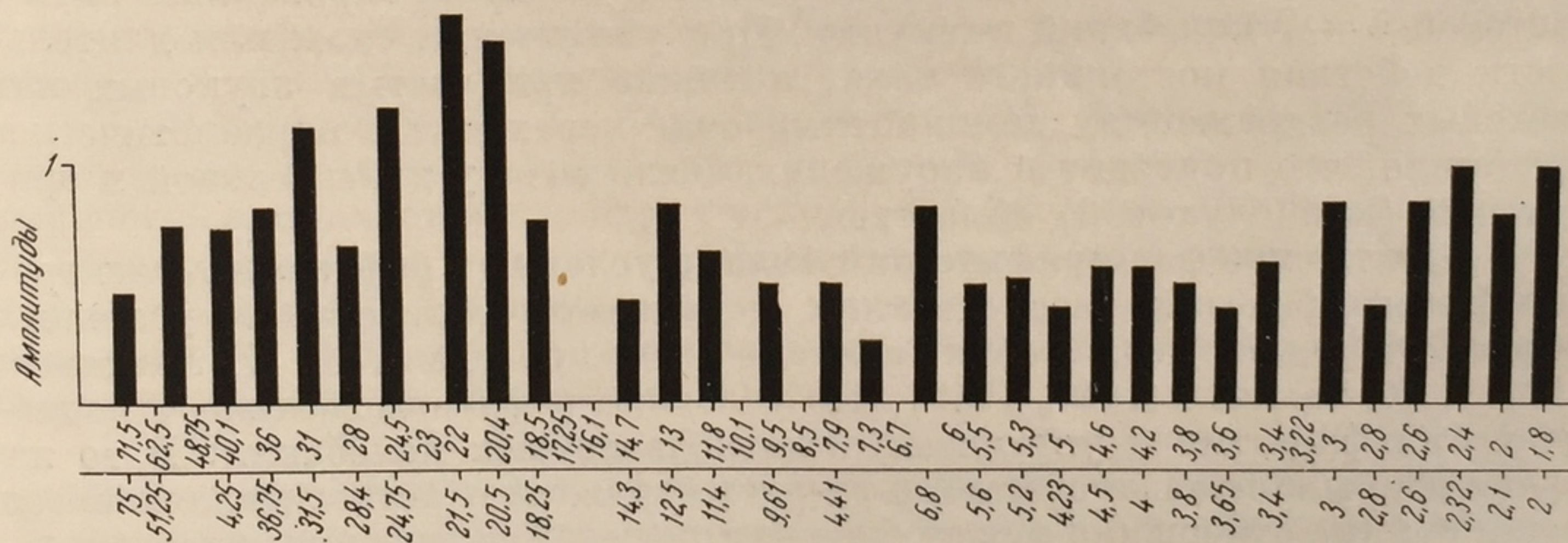


Рис. 124. Спектр кривой, снятой погруженным (на 2 мм) электродом с моторной зоны (из опыта № 104).

другие изолабильные нейроны и дает альфа-волну. Повторно распространяясь по этой же группе нейронов, возбуждение воспроизводится на электроэнцефалограмме в виде ритма, включающего потенциал в виде полуволны, направленной вверх.



Местное возбуждение лежащих глубже или по соседству клеточных элементов обуславливает полуволну альфа-ритма, направленную вниз. Чем меньше нейронов находится в состоянии изолабильности, тем меньше распространяется местное возбуждение. В таких случаях бета- и гамма-волны отражают распространение местного возбуждения по более дробной группе нейронов.

Следовательно, при первой форме распространения возбуждения на электроэнцефалограммах будут преобладать альфа- и бета-волны. При снижении и замедлении распространения местного возбуждения на электроэнцефалограммах отмечаются дельта-волны.

При второй форме распространения возбуждения, по мнению В. С. Русинова, бегущая волна выявляется на электроэнцефалограмме в виде высокоамплитудного двухфазного потенциала очень небольшой длительности («спайк»). Такое распространение возбуждения наблюдается при афферентных раздражениях, идущих в кору.

Третья форма распространения возбуждения — это рабочие ансамбли, состоящие из местного возбуждения и бегущих волн. Эта форма возбуждения на электроэнцефалограмме выявляется в виде медленных, растянутых во времени потенциалов. Теория о трех видах распространения возбуждения в коре больших полушарий вскоре была дополнена представлениями о механизмах доминантного очага и замыкании связей между анализаторами.

Анализ механизма коркового замыкания при создании при помощи постоянного тока искусственного доминантного очага в коре показал, что при действии различных раздражений (звук и свет) в нем нарастает возбуждение, вызывая торможение в других областях коры по закону отрицательной индукции. При возникновении замыкания между корковыми концами анализаторов на электроэнцефалограмме в области доминантного очага появляются увеличенные по амплитуде медленные волны. Одновременно в соседних и отдаленных областях коры либо снижается электрическая активность, либо появляется синхронизированный ритм с частотой 5—7 колебаний в секунду. При увеличении силы или длительности действия постоянного тока, а также при частых звуковых или световых раздражениях доминантный очаг переходит в парабитическое состояние, что приводит к нарушению связи между двигательной и зрительной (или слуховой) областью.

**Электроэнцефалографический анализ условных рефлексов.** Электроэнцефалографические исследования механизмов образования условных рефлексов у животных (собак) впервые были проведены И. И. Лаптевым (1941). Он показал (1947, 1949), что условные рефлексы вызывают подавление альфа-ритма и увеличение высокочастотных колебаний. В то же время им было показано, что альфа-ритм отражает нерезко выявляющиеся реципрокные отношения между биоэлектрической активностью двигательной и зрительной областью коры.

Наличие реципрокных взаимоотношений между гиппокампом и неокортексом установили Грин и Ардуини (Green и Arduini, 1954). Они показали, что стимул, вызывающий реакцию пробуждения и десинхронизацию биоэлектрической активности неокортекса, сопровождается также возникновением ритмичных медленных волн в гиппокампе. Так как изменения активности в этих областях в большинстве случаев возникают одновременно, авторы получили возможность сделать вывод, что



синхронизированный ответ является показателем особой формы гиппокамповой активности.

Однако этот вывод опровергли в 1959 г. Граштиан, Лишак, Мада-рац и Донгоффер (Grastyan, Lissak, Madrasz, Donhoffer). На основании анализа изучения условных рефлексов у 15 взрослых кошек они пришли к заключению, что ритмичный медленный ответ гиппокампа является первым признаком возникновения временной связи и поэтому нельзя его считать особой формой гиппокамповой активности или формой реакции пробуждения. По их мнению, десинхронизация в гиппокампе является выражением усиленной активности, а медленные ритмические волны — выражением тормозного состояния. Они делают вывод об особой роли гиппокампа в торможении ориентировочного рефлекса и в упрочении временной связи.

М. Н. Ливанов и К. Л. Поляков (1945) установили, что по мере выработки условного рефлекса в электроэнцефалограмме спонтанной активности возникали ритмические колебания, которые наблюдались сравнительно долго и вне раздражения. Далее эти колебания постепенно исчезали и появлялись опять только при возобновлении действия условного рефлекса.

Последующие исследования М. Н. Ливанова и А. М. Рябиновской (1947) уточнили, что изменения ритмов электрической активности при выработке условных рефлексов протекают по-разному в различных областях коры: в зрительной области мало изменяются ритмы, но они лабильно изменяются при ритмичных раздражениях. В моторной области при становлении условной связи появляются длительные изоритмичные колебания. В париетальной области при выработке условных рефлексов ритмы возникают раньше, чем в двигательной области; однако по мере выработки условного рефлекса они ослабевают и могут вовсе исчезнуть.

Несколько позднее М. Н. Ливанов и Т. А. Королькова показали, что если после выработки условного рефлекса на ритмические раздражения появлялись правильные биоэлектрические ритмы в моторной зоне, то от последующих раздражений моторной зоны у подопытных кроликов появлялось движение соответствующей конечности.

М. Н. Ливанов, Т. А. Королькова и Г. М. Френкель (1951) установили, что в начале выработки условного рефлекса электрическая активность проявляется в центрах условного и безусловного раздражения. По мере закрепления условного рефлекса активность в центрах безусловного раздражителя увеличивается, а в центрах условного раздражителя уменьшается. При этом внутреннее торможение сопровождается иногда падением амплитуды биотоков.

В 1952 г. М. Н. Ливанов установил, что изменения электрической активности двигательной зоны коры при упроченном условном рефлексе на свет связаны с процессами, локализующимися в наружном коллатеральном теле.

В 1955 г. М. Н. Ливанов и В. М. Ананьев при помощи сконструированного ими топоскопа впервые изучили пространственное распределение активности в коре головного мозга (кролика), показав распределение очагов возбуждения и торможения по поверхности коры в каждый момент ее деятельности.

П. К. Анохин на основании электроэнцефалографического изучения условного рефлекса пришел к выводу, что «...всякие признаки условного



характера, у физиологических феноменов, имеющих явную подкорковую локализацию, могут иметь вторичный характер в связи с вмешательством коры головного мозга в интегральную деятельность подкорки через аппарат ориентировочно-исследовательского рефлекса»<sup>1</sup>.

А. Б. Коган при помощи методики хронически вживленных электродов (1932—1949) установил различия в характере электрической активности некоторых подкорковых образований головного мозга животных, уточняющих локализацию центров пищевых и оборонительных рефлексов (123, 124).

А. Б. Коган (1956) также показал, что при выработке условного пищевого рефлекса ответные потенциалы возникают вначале в III и IV слоях слуховой зоны коры, а затем, постепенно распространяясь, захватывают двигательную зону: максимум ответов наблюдается при отведении из глубоких слоев коры.

При помощи хронически вживленных электродов М. Я. Рабинович (1960) установил, что при раздражении очень слабыми электрическими токами VI слоя двигательной коры при отведении ответные потенциалы наблюдаются с поверхности III и V слоев и отсутствуют при отведении от II слоя. При раздражении V слоя этого же участка коры отчетливо наблюдается реакция поверхности II, III и VI слоев коры.

При этом потенциалы отдельных слоев коры различаются по длительности, фазе и латентным периодам.

М. Я. Рабинович и Л. Г. Трофимов (1957), изучая изменения электрической активности коры при становлении оборонительных условных рефлексов на звук и свет, показали, что при образовании условного рефлекса в коре возникает доминантный очаг возбуждения, обладающий хорошо выраженной инерцией. Последний распространяется на области коры, между которыми, по-видимому, образуется временная связь. Он возникает каждый раз при действии условного раздражителя и вызывает распространение торможения на территории коры, которые не участвуют в образовании условного рефлекса.

Исследования изменений электрической активности отдельных слоев коры двигательного и слухового анализаторов (собаки) при выработке оборонительных условных рефлексов на звук показали различную степень их участия в осуществлении функций замыкания. Так, при выработке на звук положительных условных рефлексов на поверхности в слоях коры электроэнцефалографически регистрируется вспышка колебаний повышенной частоты и амплитуды и особенно на уровне V слоя, в котором расположено большое количество пирамидных клеток и клеток Беца (рис. 125).

При выработке отрицательных условных рефлексов (угашение, дифференцировка) в ответ на действие раздражителя наблюдается отчетливое снижение амплитуд во всех слоях и на поверхности коры, но особенно в V слое коры двигательного анализатора (М. Я. Рабинович, 1959) (рис. 126).

**Электроэнцефалографическое исследование основных нервных процессов в периоды бодрствования и сна.** Изучение биоэлектрических потенциалов мозга в зависимости от распространения основных нервных

<sup>1</sup> П. К. Анохин. Электроэнцефалографический анализ условного рефлекса. М., 1958, стр. 35.



процессов — одна из важных проблем современной нейрофизиологии. К сожалению, эта проблема разрабатывается очень медленно.

А. Б. Коган, Л. В. Баденко, И. А. Чукарина и В. П. Климов (1955) экспериментально подтвердили, что процессам возбуждения на электроэнцефалограмме соответствуют учащение колебаний и повышение их амплитуд. Это находит также подтверждение в том, что при экспериментальных неврозах с преобладанием процессов возбуждения в электроэнцефалограмме доминируют высокоамплитудные быстрые колебания. М. Н. Ливанов (1955) также подчеркивает, что процессы возбуждения

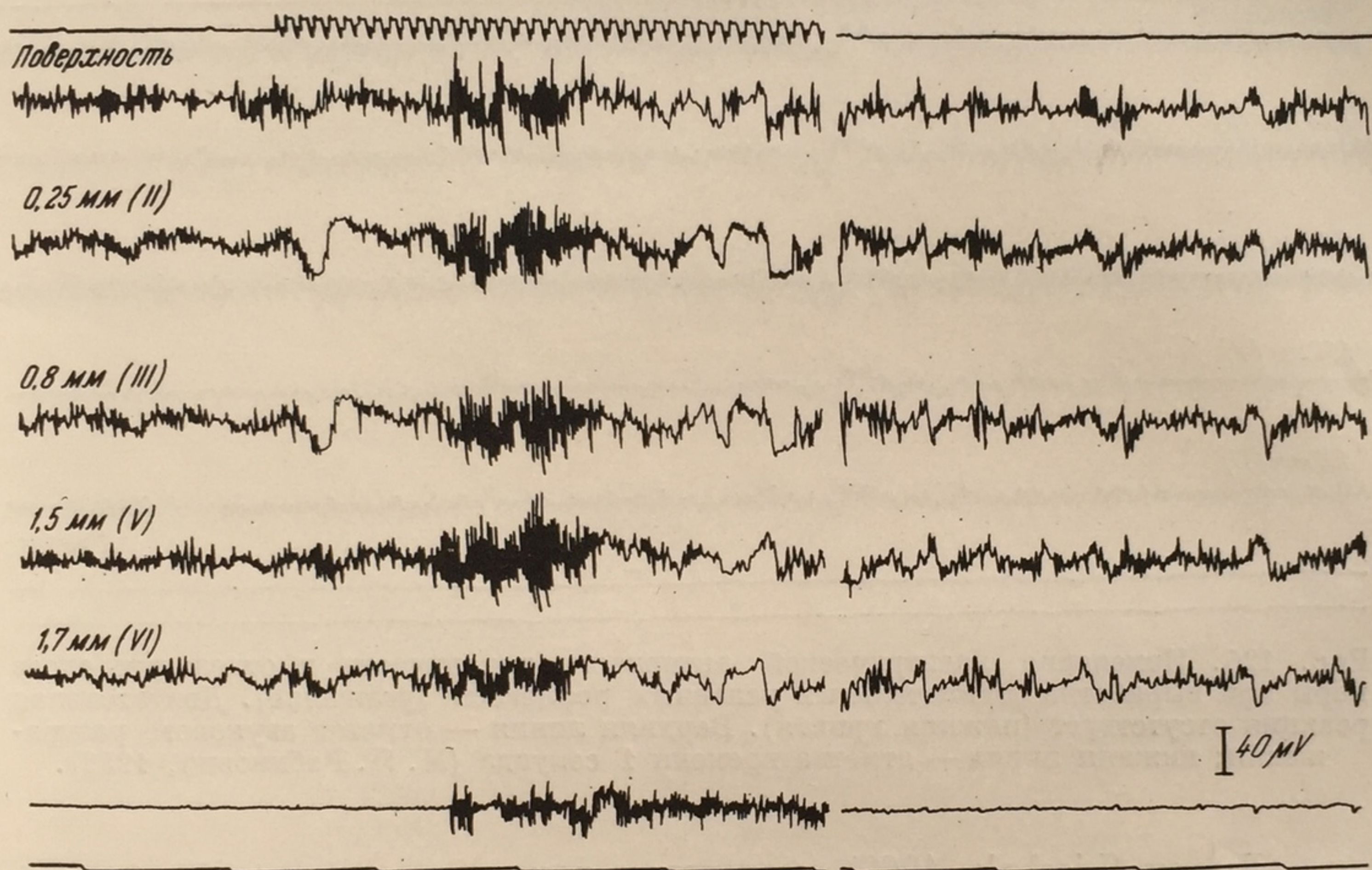


Рис. 125. Изменение электрической активности поверхности и отдельных слоев коры двигательного анализатора в ответ на действие звука при выработке положительных условных рефлексов. Глубина погружения электрода в поперечник коры отмечена слева над каждой кривой. Нижняя кривая — электромиограмма сгибателей передней лапы; верхняя линия — отметка звукового раздражения; нижняя линия — отметка времени (1 секунда) (М. Я. Рабинович, 1958).

выражаются в виде увеличения частоты и амплитуды быстрых колебаний. При торможении, по его мнению, вначале электрическая активность часто усиливается и частотный спектр сдвигается в сторону медленных колебаний, а затем амплитуды колебаний снижаются.

Недостаточно изучено изменение биоэлектрических потенциалов при распространении в коре и подкорке процесса торможения. Доказано, что усиление процесса торможения в коре отражается на электроэнцефалограмме или появлением тета- и дельта-ритмов, или понижением средней величины амплитуд колебаний, а иногда — возникновением высокоамплитудных острых волн с частотой 14—18 герц и др. Медленные ритмы также являются специфическим показателем усиления торможения.



По данным исследований А. Н. Бакурадзе и С. П. Нарикашвили (1945), у одного и того же человека во время различных фаз сна изменяются показания электроэнцефалограммы. По мере засыпания альфаволны становятся реже и ниже по амплитуде и едва различаются при полном развитии сна. Вместо них появляются быстрые волны 14—16 герц низкой амплитуды и отдельные медленные волны 1—3 герц в секунду высокого вольтажа. В фазе глубокого сна исчезают быстрые волны и остаются только медленные волны (рис. 127, 128).

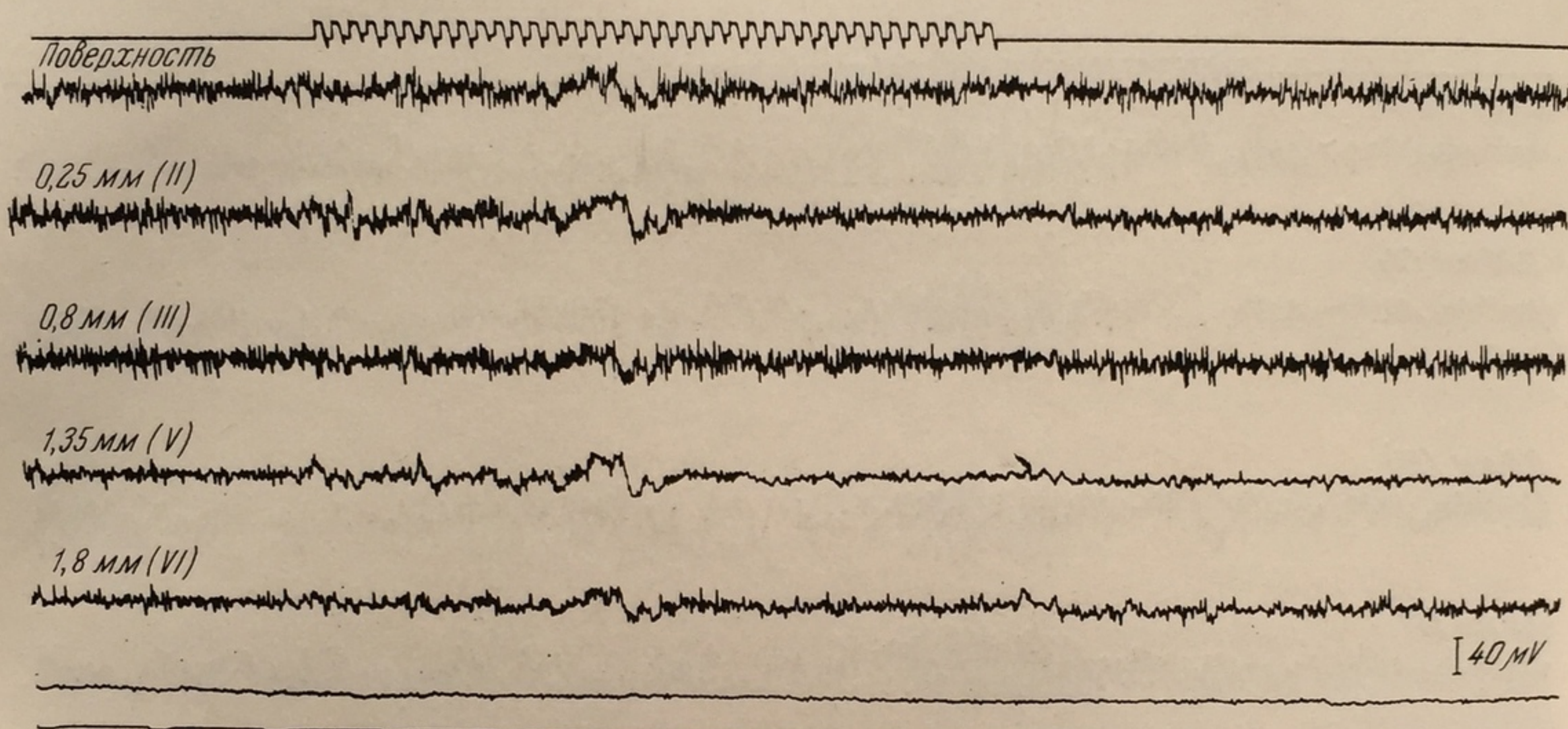


Рис. 126. Изменение электрической активности поверхности и отдельных слоев коры при выработке отрицательных условных рефлексов (угашение). Двигательная реакция отсутствует (нижняя кривая). Верхняя линия — отметка звукового раздражения; нижняя линия — отметка времени 1 секунда (М. Я. Рабинович, 1959).

Лишак (Lischak, 1960) исследовал вопрос о появлении у людей и животных быстрых колебаний в различные стадии сна. Он получил данные, что быстрые ритмы, возникшие на фоне медленной активности, характерной для сна, связаны со сновидениями. Эти явления могут быть воспроизведены посредством электрического раздражения определенных структурных образований ствола мозга.

Многочисленные исследования электроэнцефалограмм, снятых у здоровых спящих людей в возрасте от младенческого до старческого, позволили Ф. Джиббсу и Э. Джиббсу (Gibbs F., Gibbs E., 1950) прийти к выводу, что электроэнцефалограммы во время сна обладают большим различием, чем в состоянии бодрствования, при этом с возрастом различия нарастают. Они отметили, что 14 колебаний в секунду при глубоком сне и очень медленные колебания в глубоком сне мало изменяются с возрастом. Изменения заключаются в постепенном увеличении частот по мере развития мозга, а в старческом возрасте — в уменьшении частот. Авторы подчеркивают существование больших двухфазных потенциалов, появляющихся при записи биотоков в теменных зонах у большинства детей и людей молодого возраста во время сна. Эти потенциалы, по их мнению, можно легко спутать с такими же потенциалами на электроэнцефалограммах, снятых при эпилепсии.



В отличие от естественного сна при гипнотическом сне у истериков Маринеску, Загер и Крейндлер [Marinesco, O. Sager, A. Kreindler (1939)] отмечали, что в начальный период сна частота и амплитуды альфа-волн повышаются, а в следующий период — уменьшаются.

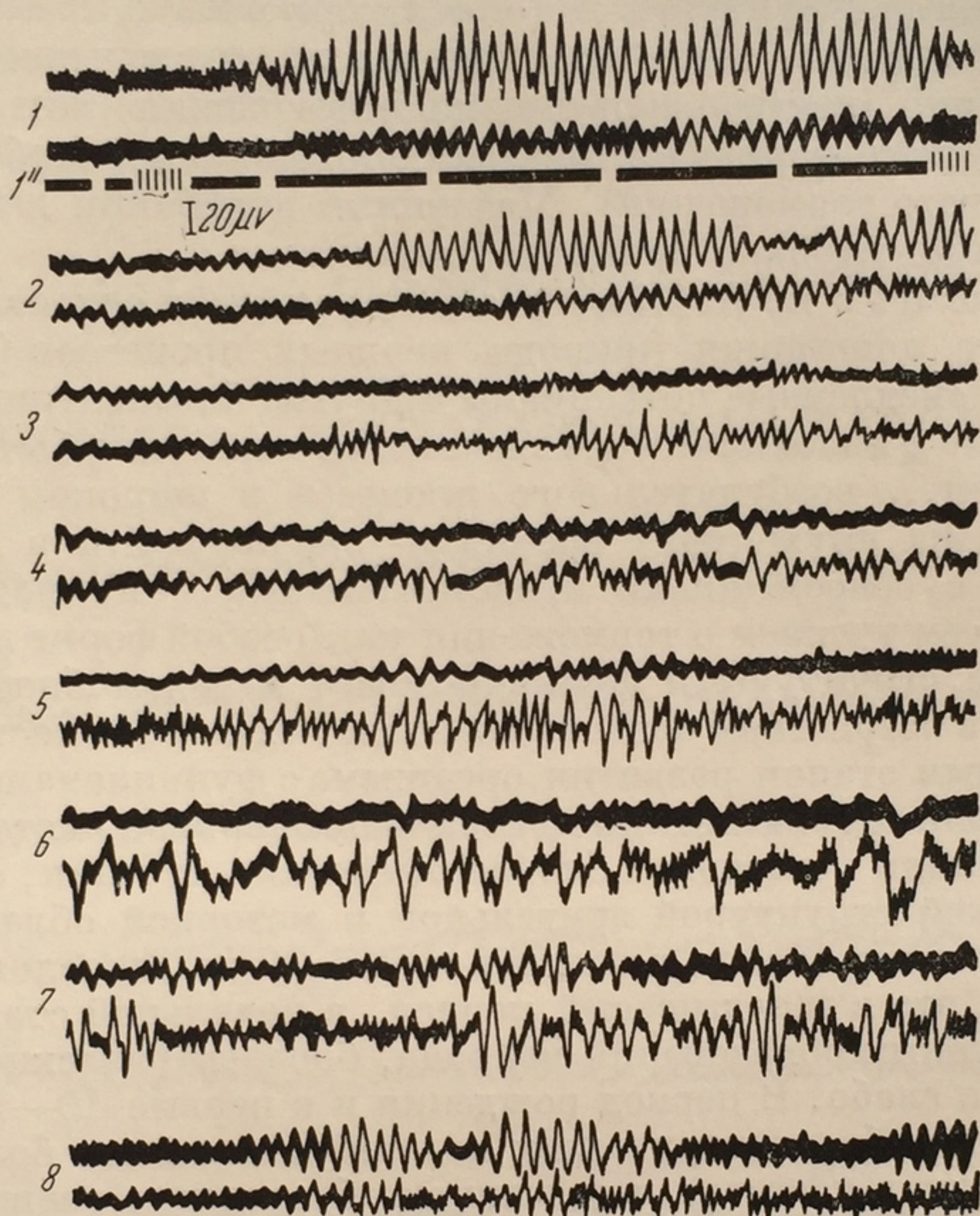


Рис. 127. Изменение электроэнцефалограммы во время различных фаз сна у одного и того же человека. Верхние кривые на всех осциллограммах представляют собой запись потенциалов, отводимых от затылочно-теменных, а нижние — от лобных областей (по Бакурадзе и Нарикашвили).

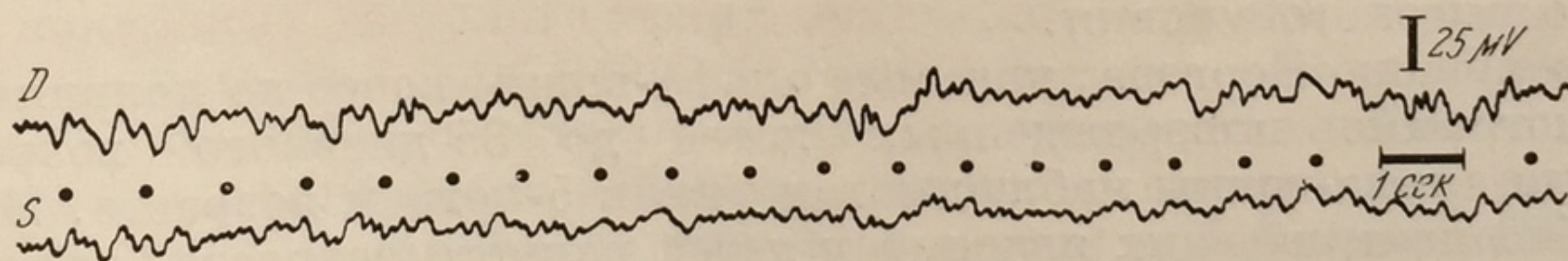


Рис. 128. Электроэнцефалограмма (затылок — лоб), записанная во время глубокого сна у здорового человека (по Невскому). D — правое полушарие; S — левое полушарие. Точки — 1 секунда.

Как показала Р. А. Павлыгина (1956), на электрограмме коры и гипоталамуса при создании доминантного очага в последней области наблюдается снижение амплитуд электрической активности, что указывает на более глубокую степень торможения. Такие изменения для торможения более характерны, чем появление медленных волн.



Р. Н. Лурье, М. Я. Рабинович и Л. Г. Трофимов (1956) показали, что образование условной связи выражается на электроэнцефалограмме в виде учащения ритмов и повышения амплитуд корковых потенциалов и охватывает в начальный период становления условного рефлекса не только те области, между которыми устанавливается временная связь, но и другие корковые структуры. Корковое торможение проявляется в виде чередования периодов снижения активности со вспышками «веретен» частых колебаний (наименьшая степень торможения) или в виде снижения амплитуд всех форм электрических колебаний (наиболее глубокая степень коркового торможения). Медленные колебания выражают переходные формы по глубине процесса торможения.

Ф. В. Бассин и Е. А. Жирмунская правильно считают, что в свете монистического понимания природы нервных процессов (торможения и возбуждения) «медленные потенциалы и другие биоэлектрические ритмы, тесно связанные с явлениями торможения, не перестают быть одновременно выражением... возбуждательного процесса в широком смысле этого слова. Встать на иную точку зрения — значит войти в неразрешимое противоречие с современными представлениями о природе тормозного процесса, со всем учением о торможении как особой форме возбуждения».

Изучение структуры и функции мозга методом биоэлектрических исследований в возрастном аспекте позволяет сделать сопоставление между определенным этапом развития организма с функциональными особенностями отдельных образований центральной нервной системы.

А. С. Пенцик исследовал биоэлектрические явления, сопоставляя с морфологической структурой зрительной и моторной областей коры, у кроликов на разных этапах развития зародыша до взрослого состояния. Он установил, что в зародышевый период, в начальной стадии формирования структурных образований нейрона, биоэлектрические явления выражены весьма слабо. В период рождения и в первые 10—12 дней после рождения кривые биоэлектрических явлений становятся более выраженными (амплитуда и частота), что, видимо, обусловлено развитием клеточных элементов. А. С. Пенцик отметил также, что в этот период (на 14-й день) выявляются различия биоэлектрических явлений в различных областях коры. В зрительной области коры, где клеточные элементы и связи между нейронами наиболее быстро дифференцировались, биоэлектрические явления отличаются большей выраженностью по сравнению с областями, где процесс развития клеток и их связей еще не достиг достаточно высокого уровня.

По мнению Бергера, длинные альфа-волны вовсе не появляются на энцефалограмме новорожденных детей до 35-дневного возраста, а типичные альфа-волны наблюдаются уже в 5-летнем возрасте. Исследования биоэлектрических явлений у детей раннего возраста, произведенные под руководством известного нейрофизиолога Грея Уолтера (Walter, 1953), показали, что биоэлектрические явления мозга у детей впервые обнаруживаются в возрасте 30—35 дней. Волна колебания в этом возрасте примерно 150—160 мсек с низкой амплитудой. В возрасте 4—6 месяцев можно наблюдать появление альфа-ритма, что, по-видимому, обусловлено развитием зрительного восприятия. Исследованиями биоэлектрических явлений в разных возрастах установлено, что начиная с 3 месяцев частота колебаний увеличивается, амплитуда и регулярность усиливаются. Изменение последних продолжается до 15—18-летнего возраста.

Начиная примерно  
троэнцефалограммы  
бса, после 60 лет  
(рис. 129).

Электроэнцефа-  
образований мозга  
электродов в мозге  
при продолжитель-  
что такая стимуля-

FS  
Mmm

FD  
Mmm

FS  
Mmm

PD  
Mmm

OS  
Mmm

OD  
Mmm

TS  
Mmm

TD  
Mmm

Рис. 1  
81 года  
и со

видных локальных  
ными и постоянными  
муляции. Кроме того  
вызванных разрядов  
недель и месяцев.  
На основании  
дов в мозге животных  
должительной электр-  
что наличие электр-  
чительно.

Дельгадо и  
помощи биполярных  
кошек часть коры,  
венечной и пресиль-



Начиная примерно с 18 и до 50 лет влияние возраста на характер электроэнцефалограммы не изменяется. По данным Ф. Джиббса и Э. Джиббса, после 60 лет спонтанные мозговые ритмы несколько замедляются (рис. 129).

**Электроэнцефалографические изменения при стимуляции отдельных образований мозга.** Дельгадо (Delgado D., 1955) при помощи вживленных электродов в мозг животных изучал изменения электроэнцефалограммы при продолжительной его электрической стимуляции. Автор отметил, что такая стимуляция мозга не вызывала возникновения каких-либо

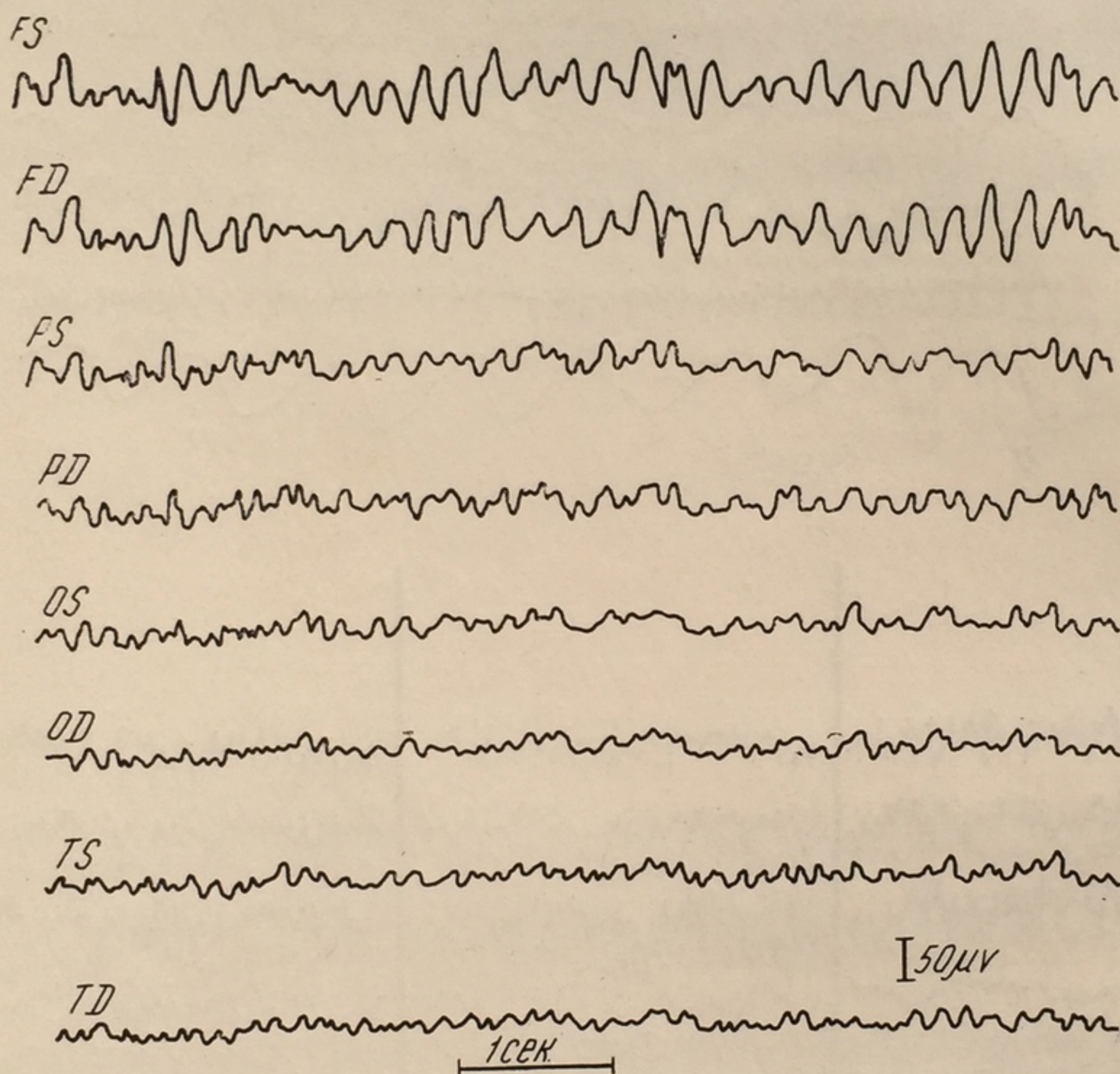


Рис. 129. Синхронно идущие медленные волны у старика 81 года. Со стороны психики только ослабление памяти и социальная неуживчивость (по Ф. и Э. Джиббс).

видных локальных гистологических изменений, что ответы были типичными и постоянными для каждой точки, так же как и пороги стимуляции. Кроме того, он установил, что записи спонтанной активности и вызванных разрядов после действия, взятые с интервалом несколько недель и месяцев, оказывались схожими между собой (рис. 130, 131).

На основании изучения опыта перманентного вживления электродов в мозг животных и проведенных наблюдений за результатами продолжительной электрической стимуляции мозга автор пришел к выводу, что наличие электродов в мозгу нарушает его активность очень незначительно.

Дельгадо и Ливингстон (Delgado и Livingston, 1955 — 1956) при помощи биполярных концентрических электродов стимулировали у 20 кошек часть коры, расположенную в закрытых участках крестовидной, венечной и пресильвиевой борозды. Авторы установили, что стимуляция



кору крестовидной борозды вызывает движения контралатеральной задней конечности, туловища и хвоста; ответы передней конечности вызываются с передней части венечной и отчасти передней части крес-

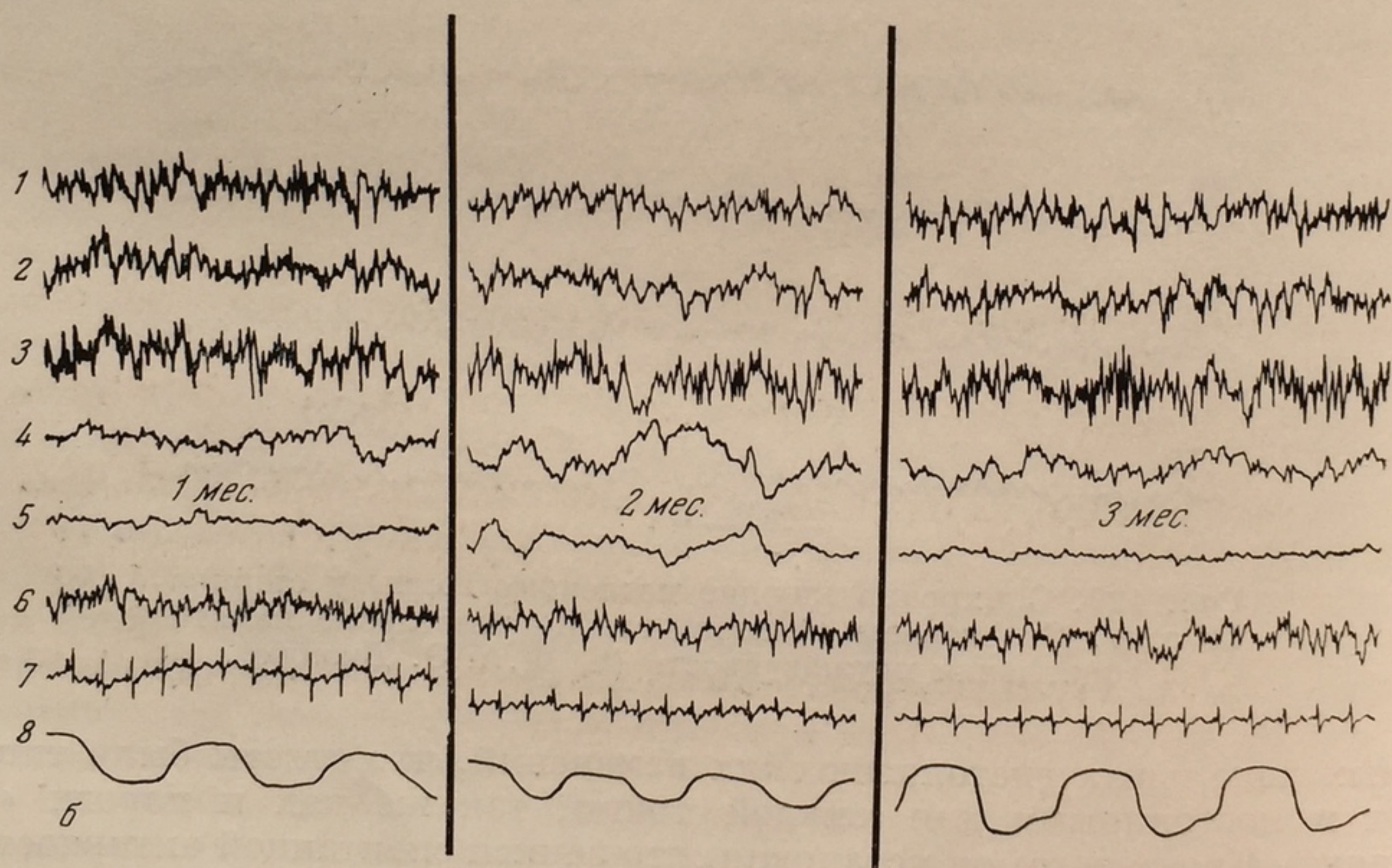
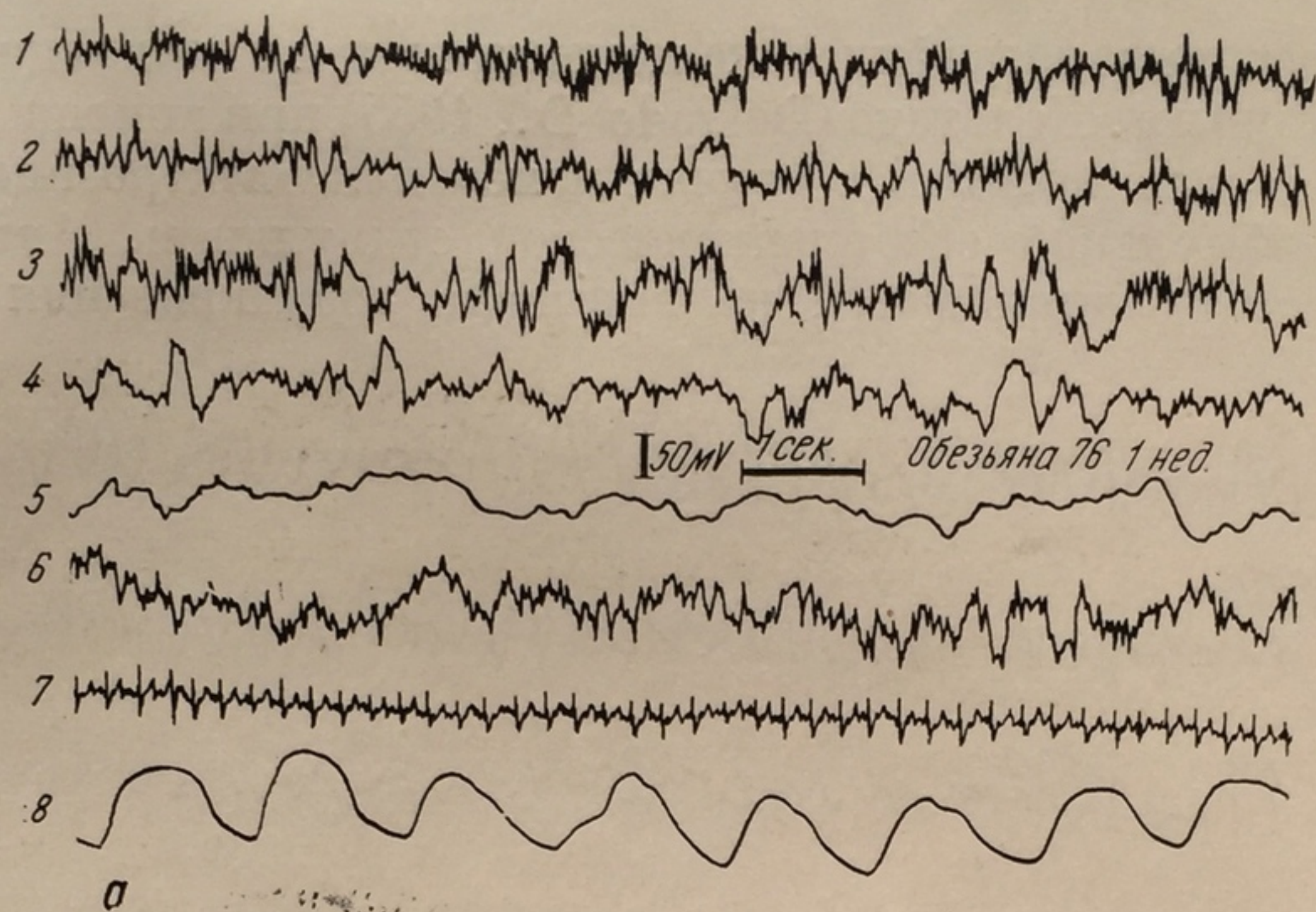


Рис. 130. Записи спонтанной электрической активности для каждой точки оказались аналогичными в течение всего периода наблюдения, например, через неделю, месяц, 2 месяца и 3 месяца после вживления.

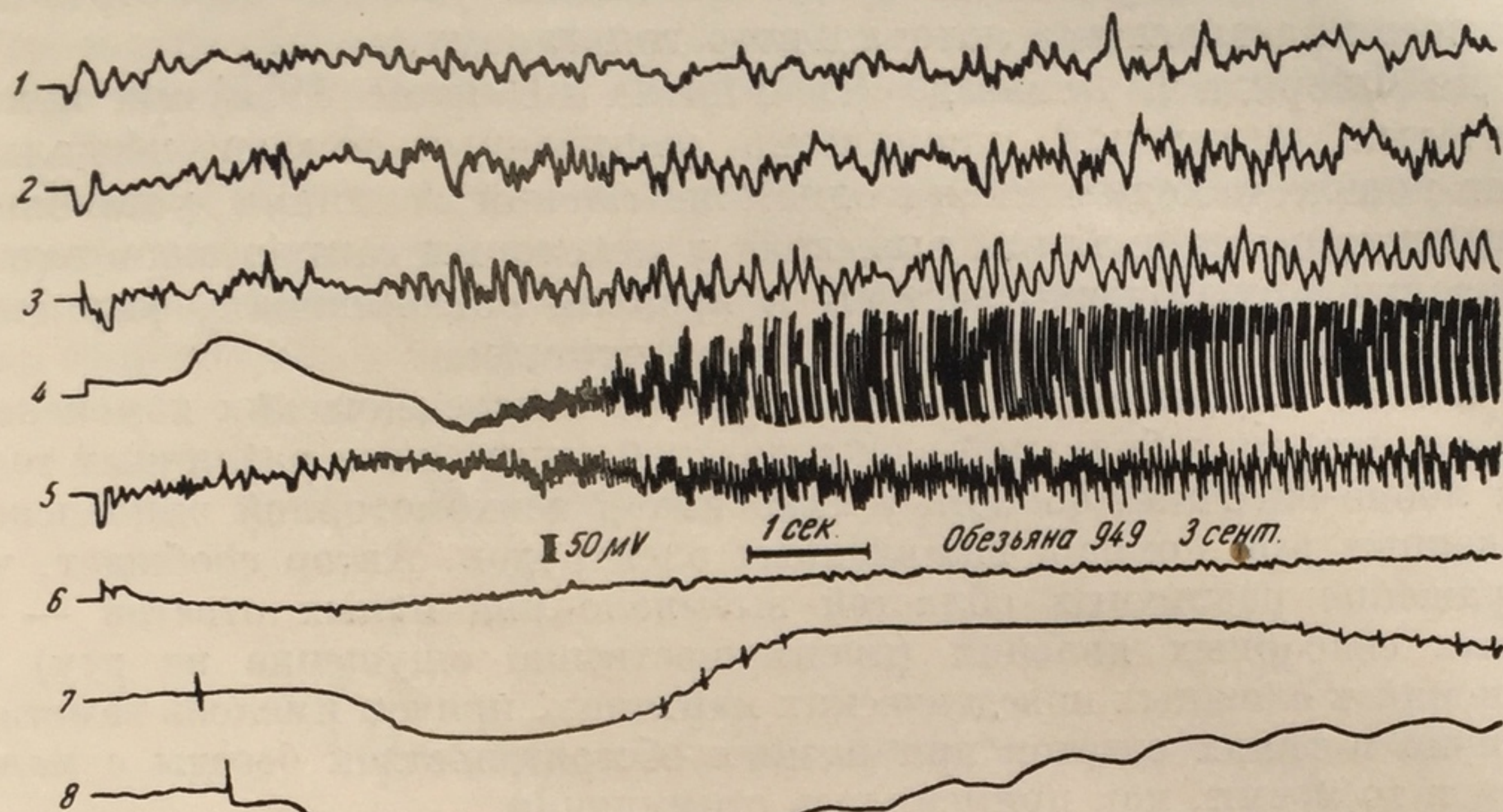
На а и б кривые с 1 по 6 — электрическая активность различных структур мозга; 7 — электрокардиограмма; 8 — запись дыхания.

товидной борозды. Стимуляция пресильвиевой борозды вызывает многообразные двигательные реакции передней половины животного.

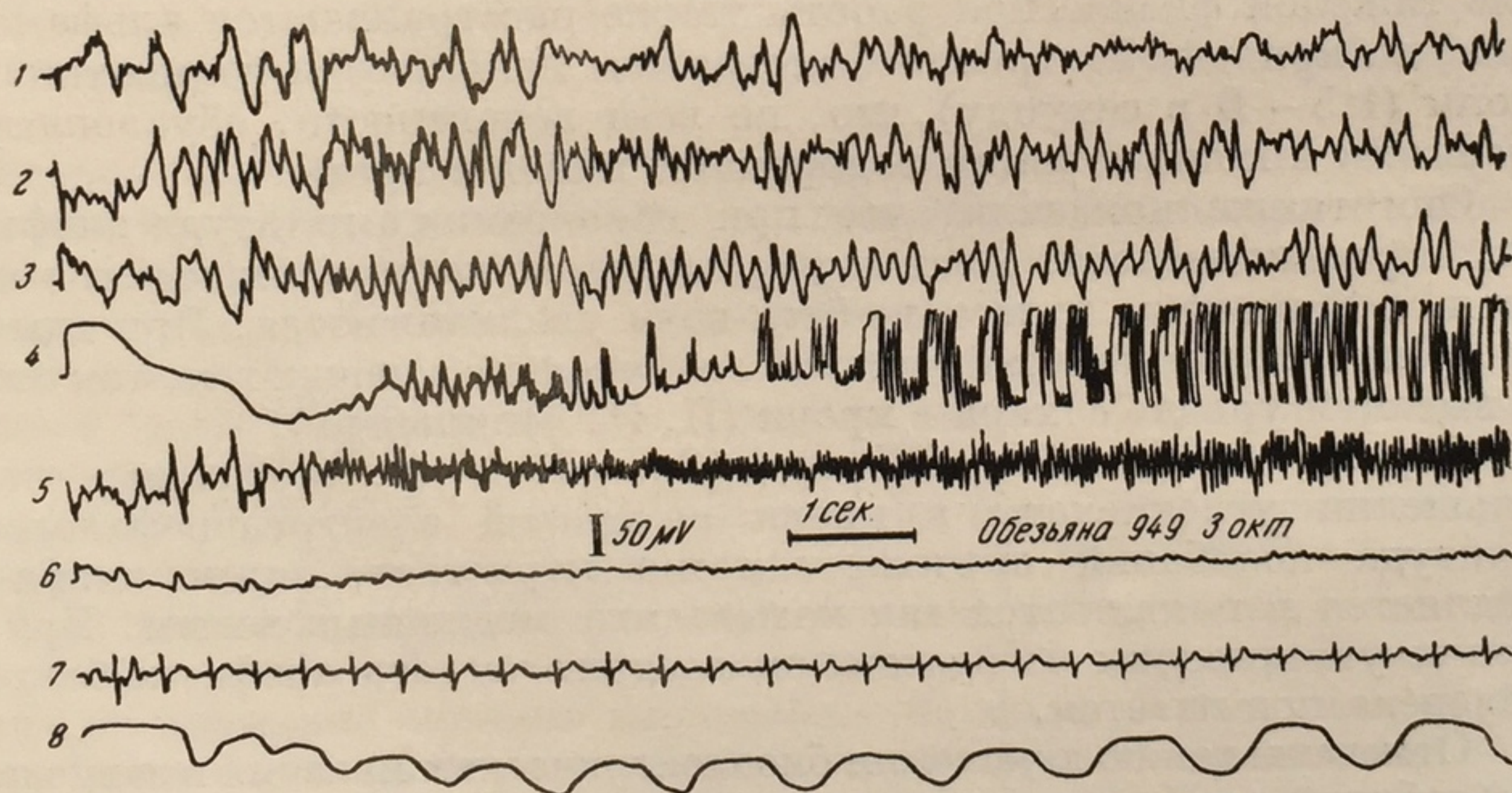
Дельгадо и др. (1956) при помощи электрической стимуляции подкорковых структур мозга обезьян вырабатывали условнорефлекторную реакцию страха. Применяя агрегат из 6 электродов, вживленных в мезэн-



цефалические, диэнцефалические и ринэнцефалические структуры мозга 10 обезьян, у которых вырабатывался оборонительный рефлекс, авторы установили, что электрическая стимуляция одних структур вызывала



а



б

Рис. 131. Примеры аналогичной формы разрядов последствия, вызванных стимуляцией одной и той же точки с месячным интервалом. На а и б кривые с 1 по 6 — электрическая активность различных структур мозга; 7 —электрокардиограмма; 8 — запись дыхания.

ответ в виде условнорефлекторного страха, других структур — тормозно й эффект, третьих структур — моторные эффекты, а некоторые структуры не давали никаких ответов. Авторы пришли к заключению, что страх



возникает при электрической стимуляции некоторых подкорковых структур, связанных, по-видимому, с лимбической системой.

Исследования Дельгадо и Анан (Delgado и Anand, 1953) показали, что можно вызвать у кошек продолжительное увеличение потребления пищи после раздражения латерального гипоталамуса.

Де Флорида и Дельгадо (De Florida и Delgado, 1955) при помощи игольчатых электродов, хронически вживленных в мозг нескольких самцов-кошек, находившихся в одном помещении с самками, установили, что стимуляция миндалины вызывала у некоторых самцов значительное и длительное повышение частоты и времени обнюхивания, фыркания, облизывания и повышения «игровой» активности.

В 1956 г. Дельгадо сделал сообщение о поведенческих изменениях во время интрацеребральной электрической стимуляции различных точек коры лобно-височной области у мальчика с психомоторной эпилепсией, полученных при помощи вживленных электродов. Автор сообщает, что раздражение различных областей вызывало ряд явных ответов — от прямых сенсорных явлений (преимущественно ощущение во рту) до изменений в сложных поведенческих картинах, причем имелось заметное различие в типах ответов при разных обстоятельствах беседы с мальчиком в то время, как применялась стимуляция.

**Электроэнцефалография и биохимические сдвиги в организме.** Многочисленные исследования показали, что характер биоэлектрических колебаний мозга зависит от колебания кислородного обмена, количества углекислоты, водородного показателя. А. В. Воробьев и Н. Н. Дзидзишвили (1943) показали, что умственная работа угнетает альфа-ритм (амплитуда волн снижается, ритм неравномерный) и усиливает бета-волны. После тяжелой физической работы также расстраиваются альфа- и бета-ритмы; на кривой электроэнцефалограммы появляются волны типа дельта-волн (1,5—6 в секунду), что, по всей вероятности, обусловлено нарушениями в концентрации водородных ионов в крови.

Они также показали, что при гипоксемии амплитуда альфа-волн вначале увеличивается, а затем уменьшается, частота их заметно не меняется, а амплитуда и частота бета-волн увеличиваются. При вдыхании чистого кислорода колебания волн значительно учащаются, так же как при высоком уровне сахара в крови (П. И. Шпильберг).

Бергер, Ф. Джиббс, Жерерд (Gerard) и др. показали, что при уменьшении углекислоты в крови на кривой электроэнцефалограммы амплитуда колебаний сначала заметно нарастает, затем альфа-ритм замедляется и появляются так называемые медленные волны. При увеличении углекислоты во вдыхаемом воздухе частота альфа- и бета-волн у человека повышается.

Отмечены также изменения биоэлектрических явлений в зависимости от колебаний водородных показателей: при уменьшении водородного показателя уменьшаются частота и амплитуда корковых потенциалов, а при повышении его возрастает электроактивность коры.

Марруци установил, что при содержании в крови кошек и кроликов 60—70 мг% сахара биоэлектрическая активность коры мозга снижается, на электроэнцефалограмме появляются медленные волны низкой частоты (2—3 в секунду) и большой амплитуды (500—1000  $\mu$ V). При снижении насыщенности крови сахаром до 50—35 мг% у кроликов электрическая активность резко падает, потенциалы мозга почти совсем



исчезают. В этот период могут возникать припадки, при которых разрядов в коре не отмечается.

По данным исследования Н. В. Голикова (1950), недостаток или избыток сахара и углекислоты в крови в равной степени отражаются на электроэнцефалограмме в виде появления медленных волн. При небольшом же увеличении сахара или углекислоты в крови альфа-волны учащаются и исчезают.

Нами в 1935 г. изучалось влияние наркотических веществ на биоэлектрические явления коры мозга. Кривые электроэнцефалограмм головного мозга кроликов, полученные под влиянием хлороформа, во-первых, резко отличаются от кривых, полученных до начала хлороформирования,

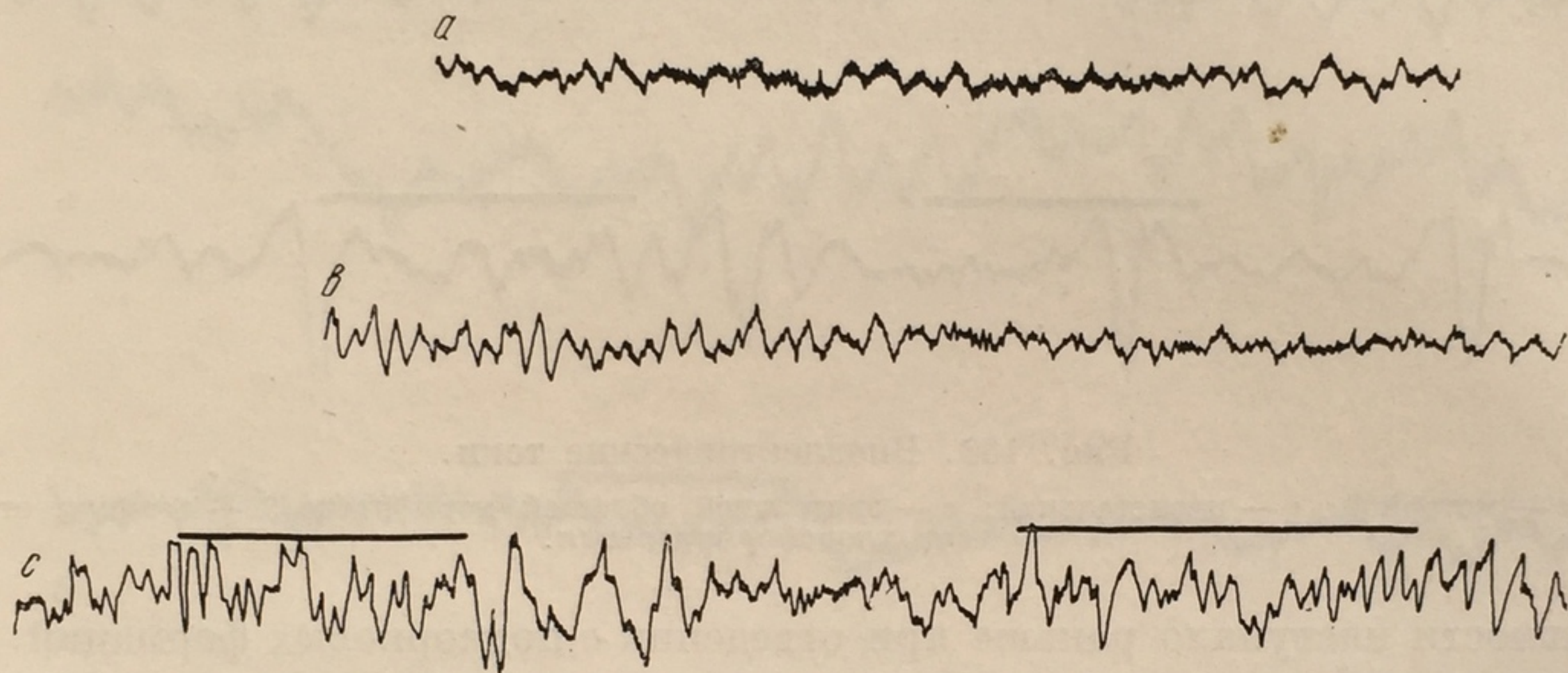


Рис. 132. Биоэлектрические токи.

*a* — моторной; *b* — париетальной; *c* — зрительной областей коры до хлороформирования.

и, во-вторых, различны для каждой из трех областей мозга, от которых отводились токи. На кривой биотоков, отведенных от моторной области, отмечалось значительное увеличение амплитуды потенциалов в сравнении со стационарными токами до хлороформирования, на кривой записи биотоков с париетальной области изменения были выражены слабее, чем на кривой, зарегистрированной с моторной зоны, а кривая зрительной области оказалась измененной в сторону значительного уменьшения амплитуды (рис. 132, 133). Большие изменения биоэлектрических явлений наблюдаются под влиянием морфина и стрихнина (рис. 134, 135).

Электроэнцефалография является важным методом изучения фармакодинамических свойств некоторых веществ. Были предприняты исследования по изучению влияния кардиазола, камфары и инсулина на биоэлектрическую деятельность отдельных структурных образований большого мозга (Ф. М. Лисица, С. А. Саркисов и М. Я. Серейский, 1947).

Вещества судорожного действия латентным периодом (длящимся несколько секунд) перед судорожным припадком вызывали легкое торможение биотоков коры мозга с появлением на кривой электроэнцефалограмме медленных колебаний и единичных разрядов spike (острия). Одновременно на кривых наблюдалось торможение основного ритма зрительного бугра. Затем на кривой, отведенной от коры мозга, появлялись разряды волн большой амплитуды, характерные для эпилептического припадка. Одновременное отведение биотоков от гипоталамуса или субтала-



муса показало на кривой одиночные разряды. После окончания припадка на кривой появлялись медленные волны с единичными разрядами и постепенно наступало истощение биоэлектрической деятельности и прежде всего при отведении с коры мозга. Восстановление биоэлектрической дея-

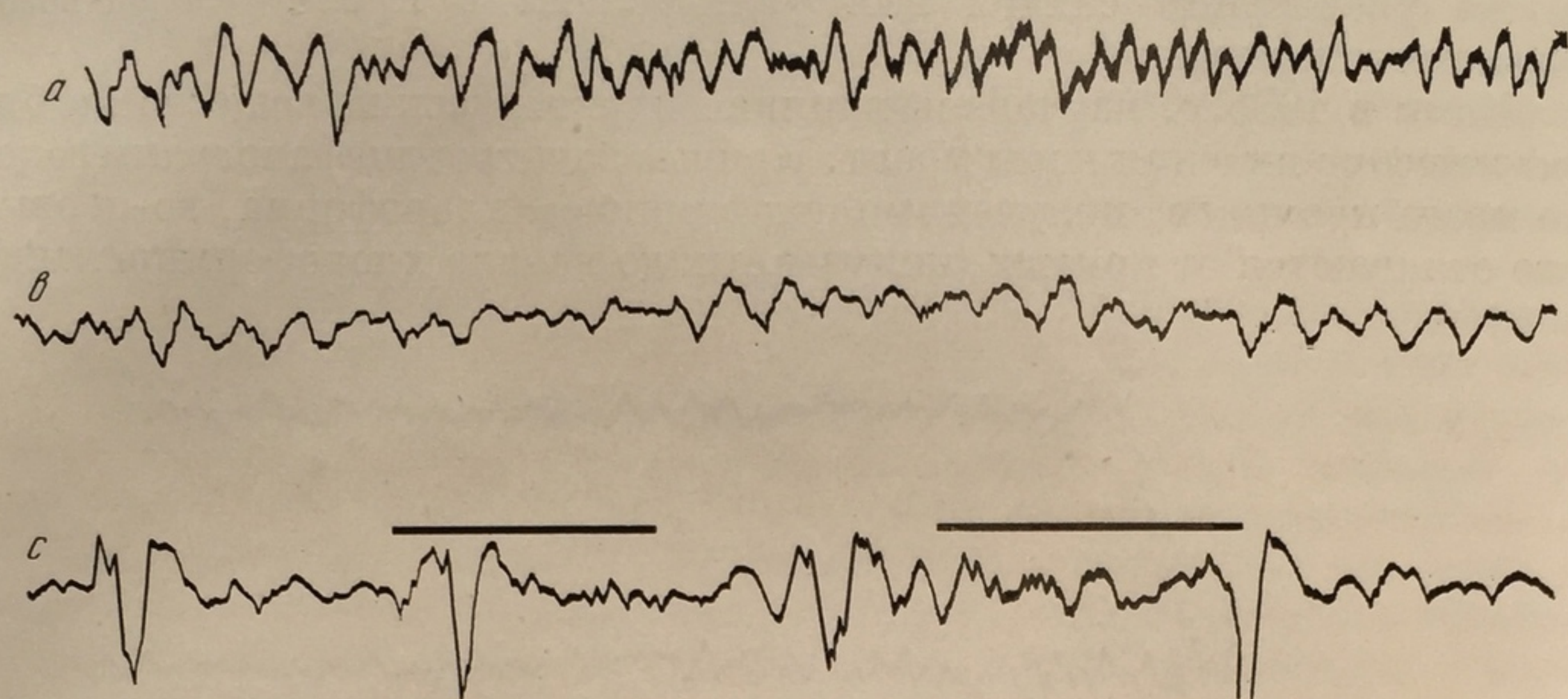


Рис. 133. Биоэлектрические токи.

*a* — моторной; *b* — париетальной; *c* — зрительной областей коры после 30—40 минут от начала хлороформирования.

тельности наступало раньше при отведении с подкорковых формаций: на электроэнцефалограмме появлялись медленные пологие волны с частотой 4 в секунду.

Действие инсулина на биопотенциалы головного мозга можно разделить на 5 фаз.

В первой фазе наблюдается усиление вначале биоэлектрической деятельности коры мозга в виде повышения амплитуды колебаний

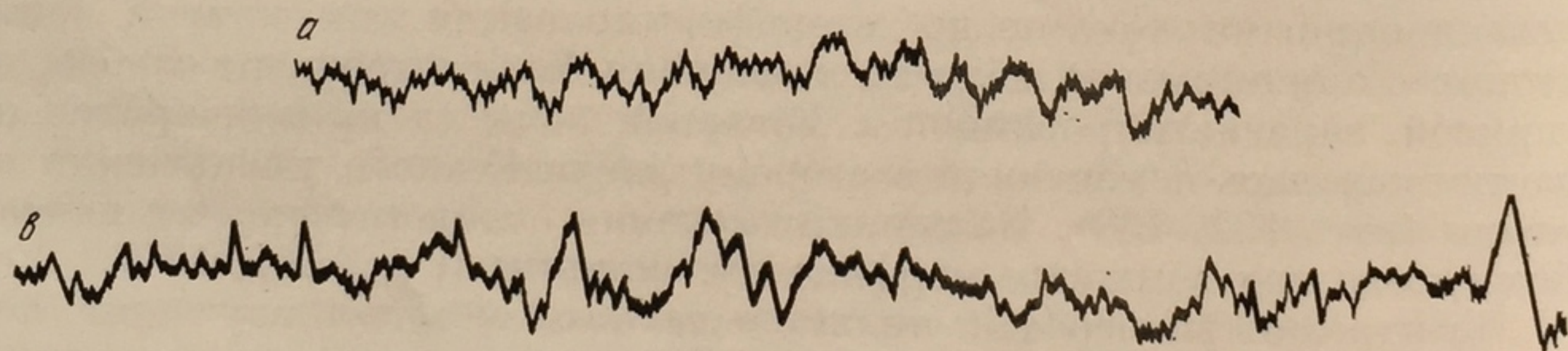


Рис. 134.

*a* — моторная и *b* — зрительная area striata до введения морфина.

волн даже при отсутствии внешних раздражений. Во второй фазе наблюдается их легкая депрессия. Следует отметить, что во второй фазе наряду с понижением амплитуды колебаний и периодическими групповыми разрядами можно отметить ритмические медленные колебания, отведенные также от подкорковой области, особенно от зрительного бугра. В третьей фазе преобладали медленные колебания. В этой и в четвертой фазе при отведении от подкорковых образований наблюдалось повышение порога раздражения в ответ на световые и тактильные раздражения в виде груп-



пы волн — разрядов, характерных для биоэлектрических кривых эпилептического припадка подкоркового генеза. В пятой фазе, характеризующейся падением количества сахара в крови до 60 мг%, биопотенциалы коры и подкорки не изменялись на световые и экстероцептивные раздражения, и нормальная биоэлектрическая деятельность мозга восстанавливалась только после внутривенного введения глюкозы (рис. 136).

**Изучение электрической активности головного мозга с помощью микроэлектродов.** Совершенствование техники внутри- и внеклеточной регистрации позволило изучать электрическую активность отдельных нейронов головного мозга [Юнг (Yung, 1953); Креутцфельд, Баумгартен и Шoen (Creutzfeldt, Baumgarten и Schoen, 1953); Баумгартнер, 1955; Ли, Куллен и Джаспер (Li, Cullen, Jasper, 1956) и др.].

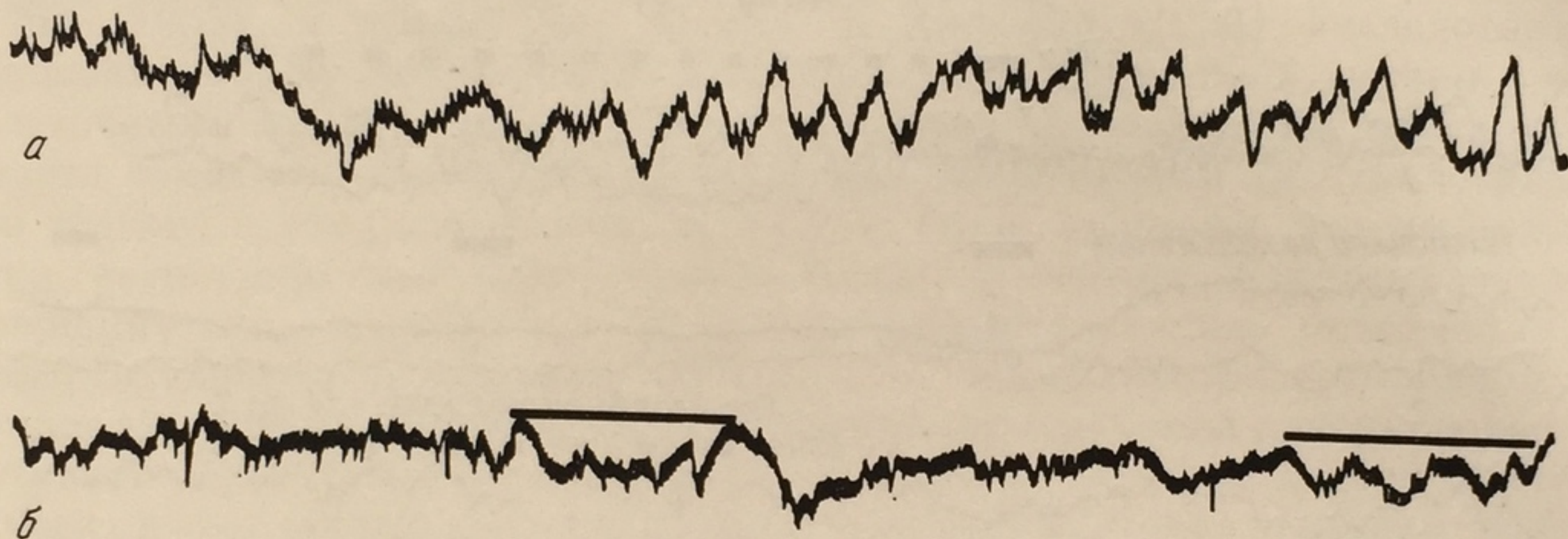


Рис. 135.

*a* — моторная и *б* — зрительная area striata после введения морфина.

Основное направление всех этих исследований — одновременная запись электроэнцефалограммы макроэлектродами, расположенными на поверхности или в глубине поперечника коры, и запись импульсной активности того же отдела мозга микроэлектродами, регистрирующими электрическую активность отдельных нервных клеток. Цель этих работ — установить корреляцию между медленными компонентами электроэнцефалограммы и частотой спайковых разрядов отдельных нейронов.

Представляют интерес работы, в которых исследовались взаимоотношения между медленными «спонтанными» ритмами электрокортикограммы и разрядами корковых нейронов. Было показано, что в ряде случаев никаких закономерностей установить не удастся; иногда наблюдается периодическое учащение разрядов во время одной из фаз медленного колебания (Юнг, 1953). В работе Юнга, Креутцфельда и Грюссера (Yung, Creutzfeldt и Grusser, 1957) обобщаются исследования нейронов зрительной и моторной коры кошки с 1952 по 1957 г., в которых изучалась активность корковых нейронов во время сна, бодрствования, аноксии и после электростимуляции. Разряды нейронов представляют собой потенциалы продолжительностью 0,5—1,5 мсек. и могут быть одно-, двух- или трехфазными в зависимости от положения конца электрода по отношению к клетке. Амплитуда колебалась в зависимости от расстояния между внеклеточными электродами и клеткой в диапазоне от 0,1 до 20  $\mu$ V. Было показано, что во время сна, когда в электрокортикограмме преобладают медленные колебания, синхронизация импульсной актив-



ности отдельных нервных клеток выражена значительно лучше, чем во время пробуждения и в период бодрствования, когда синхронизация незначительна и большинство нервных клеток возбуждается независимо друг от друга. При патологических состояниях (тяжелая гипоксия, анестезия) отмечается более выраженная синхронизация.

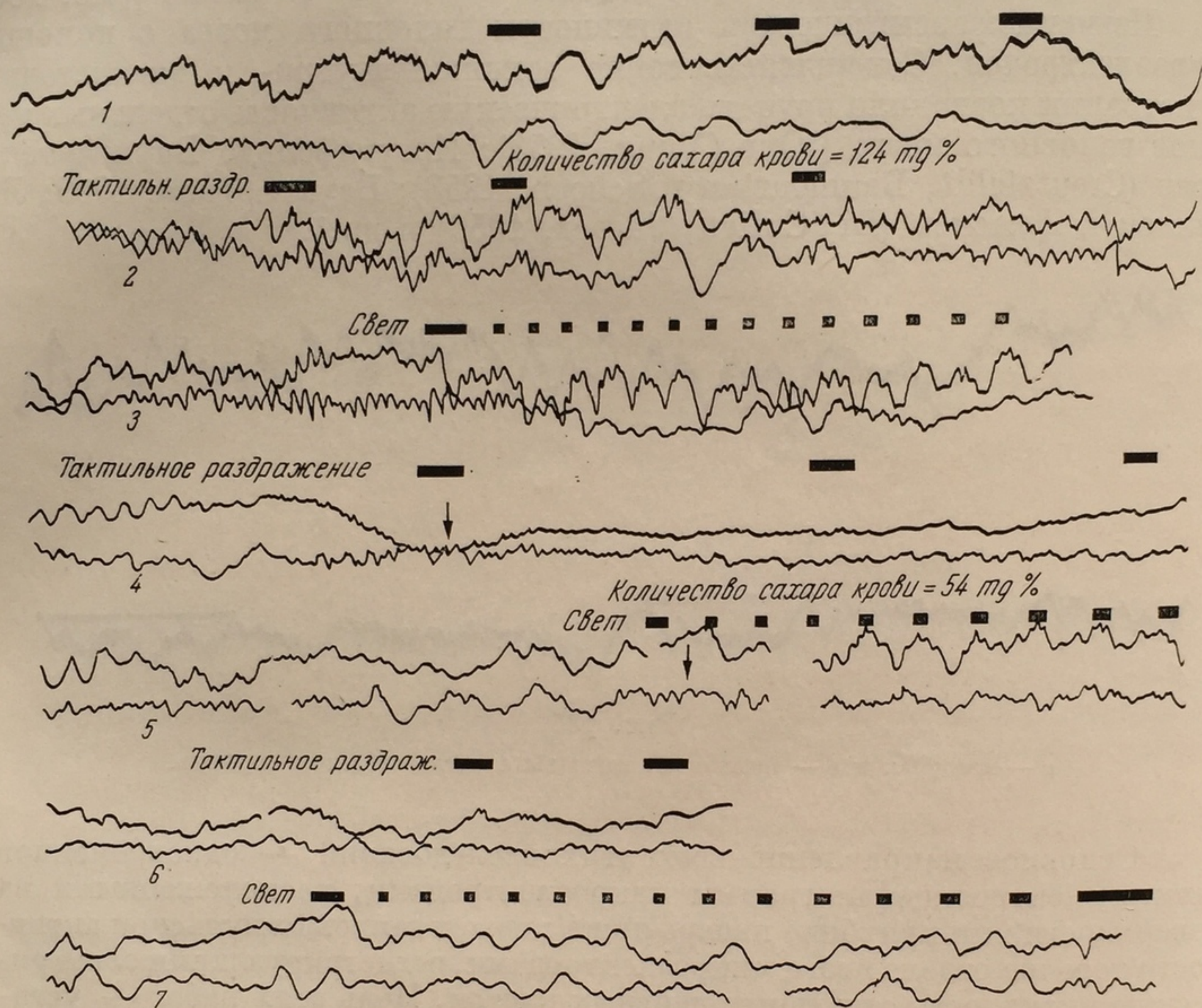


Рис. 136. Изменение биотоков теменной, затылочной области коры мозга (верхние кривые) и зрительного бугра (нижние кривые) в разные фазы после введения инсулина.

1 — теменная область (верхняя кривая) и зрительный бугор (нижняя кривая); сверху отмечены тактильные раздражения; 2 — то же; 3 — затылочная область (верхняя кривая); зрительный бугор (нижняя кривая); сверху отмечены световые раздражения; 4 — теменная область (верхняя кривая) и зрительный бугор (нижняя кривая); количество сахара в крови равно 54 мг%; 5 — затылочная область (верхняя кривая) и зрительный бугор (нижняя кривая); 6 — теменная область (верхняя кривая) и зрительный бугор (нижняя кривая); 7 — затылочная область (верхняя кривая) и зрительный бугор (нижняя кривая).

Следует отметить, что связь между электроэнцефалограммой и активностью кортикальных нейронов очень сложна. В присутствии альфа-волн можно часто наблюдать умеренную синхронизацию; эта синхронизация возрастает в присутствии «барбитуровых веретен». Однако, по наблюдениям этих авторов, только редко отмечается постоянная зависимость между определенными фазами электроэнцефалограммы и разрядами одиночных нейронов. Большинство нейронов разряжается независимо от волн электроэнцефалограммы.



Во время реакции пробуждения, когда в записи преобладают низковольтные бета-волны, средняя частота разрядов повышается. При замедлении же записи во время погружения животного в наркотический сон средняя частота разрядов также уменьшается. При глубокой анестезии в присутствии дельта-волн полному исчезновению нейронной активности предшествует состояние, при котором активны только несколько нейронов.

Кроме того, было установлено наличие соответствия между импульсной активностью и определенной фазой ответа на сенсорное раздражение. Амассиан (1953) установил, что разряд нейрона имеет место во время начала негативного колебания, регистрируемого электродом, введенным в глубину поперечника коры (что соответствует начальному позитивному компоненту при поверхностной регистрации).

Ли (1955), а также Ли, Куллен и Джаспер (1956) исследовали соотношение между активностью нейронов, регистрируемой внутри- и внеклеточными микроэлектродами и отдельными компонентами вызванного ответа соматосенсорной коры кошки при раздражении электрическим током заднего вентрального ядра таламуса. Было показано, что разряды клетки, регистрируемые внеклеточным микроэлектродом, накладываются на вершину или нисходящую фазу глубинно-негативного потенциала, соответствующего во времени начальному поверхностно-позитивному потенциалу, и продолжаются далее в течение последующей поверхностно-негативной фазы. Затем следует период депрессии, который длится около 120 мсек; в этот период разряды не регистрируются. Новая вспышка спонтанной активности имеет место в период, соответствующий сенсорному разряду после действия. По данным Ли, Куллена и Джаспера, в это время разряжаются клетки, «молчавшие» во время первичного ответа и последующего периода постреактивной депрессии. Они регистрируются в поверхностных или глубоких слоях коры, реже в средних слоях. Если глубина наркоза увеличивается, то эти клетки будут разряжаться только в течение негативной фазы повторных колебаний разряда последствия. Очень глубокая анестезия приведет к исчезновению как одиночных разрядов, так и сенсорных разрядов последствия, хотя первичные ответы будут еще регистрироваться. Это указывает, по мнению авторов, на то, что клетки, обуславливающие возникновение разряда последствия, отличаются от клеток, имеющих непосредственное отношение к приходу залпа афферентных импульсов. Это наблюдение находится в соответствии с мнением Чанга (1950) о том, что первичный ответ и повторные разряды последствия генерируются разными таламокортикальными нейронами.

Значительный интерес представляют также исследования по изменению характера разряда одиночного нейрона при увеличении частоты стимуляции. Ли, Куллен и Джаспер (1956) показали, что при стимуляции таламического ядра в ритме 1 в секунду разряд нейрона соответствующей области коры состоит из 1—2 спайков (при внутриклеточной регистрации); при частоте стимуляции 2—3 в секунду количество спайков может быть 4—5, а при 5—6 в секунду увеличивается до 15—20. Интересно, что в противоположность облегчению спайковых разрядов отдельного нейрона негативное колебание вызванного ответа уменьшается при этой частоте стимуляции, что говорит об уменьшении проведения возбуждения к поверхности коры. При дальнейшем увеличении частоты стимуляции (9—10 в секунду) количество спайков в ответ на каждое раздражение



значительно уменьшается, а когда частота стимуляции превышает 10 в секунду, то клетка перестает разряжаться. Авторы объясняют это явление блоком, который имеет место на уровне таламического реле, аналогизируя его с эффектом торможения «вторичного разряда» при высокочастотной стимуляции седалищного нерва.

Наибольшая частота спайковых потенциалов при внеклеточной регистрации соответствует во времени вершине глубинно-негативного потенциала, по мнению Ли и сотрудников, свидетельствуя о том, что этот потенциал имеет в значительной степени пресинаптическое электротоническое происхождение и не является настоящим синаптическим потенциалом.

Эти же авторы (Ли, Куллен и Джаспер, 1956) провели и микроэлектродный анализ ответов вовлечения, возникающих при повторной стимуляции таламического ядра. Было установлено, что максимальная частота спайковых разрядов соответствует глубинно-позитивной (поверхностно-негативной) фазе ответа, т. е. тому элементу ответа, который в наибольшей степени подвержен «вовлечению». При этом по мере действия ритмического стимула латентный период спайкового разряда укорачивается от 65 до 30 м/сек.

Аналогичную зависимость между частотой спайковых разрядов и определенной фазой вызванного ответа описал Юнг (1953) в зрительной коре кошки при действии светового стимула. Он отмечал, что примерно через 20 мсек после дачи светового раздражения возникает положительный потенциал, на восходящей фазе которого регистрируются разряды одиночного нейрона. Затем следуют несколько беспорядочных разрядов нейрона без определенного отношения к следующим затем медленным потенциалам.

Представляет интерес та классификация клеточных элементов зрительной коры, которую предлагает Юнг (1958) на основе микроэлектродного исследования ответов на включение и выключение света. По данным этого автора, нейроны первичной зрительной коры можно подразделить по характеру ответов на 5 типов (А, В, С, D и Е). Нейроны типа В, С, D и Е реагируют на включение и выключение света. Нейроны типа А не реагируют на свет и, по-видимому, являются мощной стабилизирующей системой, поддерживающей корковую возбудимость на определенном постоянном уровне. Нейроны типа В активируются включением света. Максимальная частота разрядов приходится на момент включения, затем она несколько снижается, полностью тормозится при выключении света. После паузы снова имеет место некоторое учащение разрядов. Нейроны типа С тормозятся после включения и после выключения света. Нейроны типа D тормозятся после включения и активируются после выключения света. И, наконец, нейроны типа Е имеют короткую паузу после включения света, за которой следует такая же короткая активация, сменяющаяся замедлением разрядов; выключение света приводит к сильной активации нейронов этого типа.

Такие различия в ответах нейронов на одно и то же раздражение приводят к тому, что даже при максимальном световом стимуле только одна четверть нейронов зрительной коры находится в состоянии возбуждения, другая четверть заторможена, а половина нейронов продолжает разряжаться безотносительно к ретинальной афферентации. Все это поддерживает то постоянное равновесие между возбуждением и торможением,

которое, по  
Baumgartner  
нирования к  
Следует  
зрительной к  
льник-Япп  
заний на дел  
желательно,  
электрофизио  
морфологичес

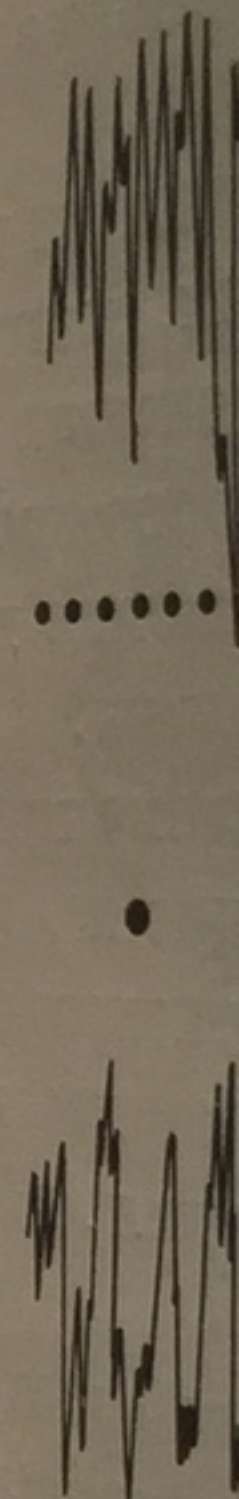


Рис. 13  
длитель  
ков ло

Привед  
электрическо  
шее значение  
ности, так и  
ного потенци  
Исследо  
организма. Ш  
для изучения  
центральной  
В. В. П  
вого человека  
ной сторожа  
мечался длите  
герц с амплит  
Бразье и  
хоневротиков  
щен, чем у здо



которое, по мнению ряда исследователей [Юнг и Баумгартнер (Yung и Baumgartner, 1955); Юнг, 1958], является основой нормального функционирования коры головного мозга.

Следует, однако, отметить, что морфологические исследования зрительной коры различных животных [Поллак (Pollak, 1931); Е. Г. Школьник-Яррос, 1961; Н. С. Попова, 1960, и др.] не содержат никаких указаний на деление нейронов именно на 5 типов, так что было бы весьма желательно, чтобы классификация Юнга, основывающаяся только на электрофизиологическом критерии, была бы дополнена соответствующими морфологическими исследованиями.

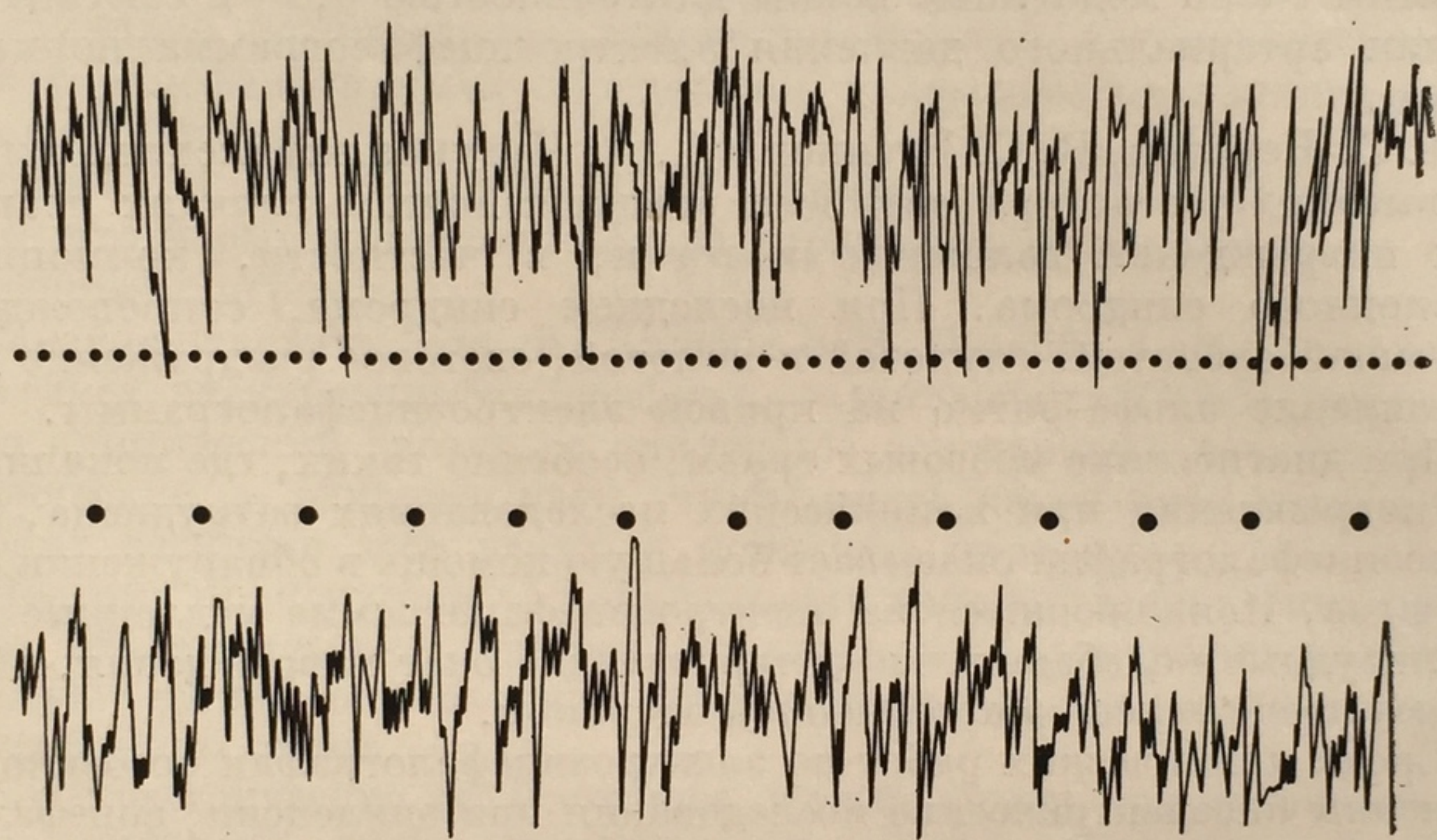


Рис. 137. Электроэнцефалограмма здорового человека в состоянии длительного нервного возбуждения. Отведения от безмышечных участков лобной и затылочной области. Время  $\frac{1}{20}$  секунды (запись В. В. Правдич-Неминского).

Приведенные исследования свидетельствуют о том, что регистрация электрической активности отдельных нейронов имеет исключительно большое значение для интерпретации как морфологической детерминированности, так и функциональной значимости отдельных компонентов вызванного потенциала.

Исследования биотоков при некоторых патологических изменениях организма. Широко стал применяться электроэнцефалографический метод для изучения патогенеза функциональных и органических заболеваний центральной нервной системы.

В. В. Правдич-Неминский записал электроэнцефалограмму здорового человека, но находившегося в состоянии длительной острой нервной настороженности и напряженности. На электроэнцефалограмме отмечался длительно продолжающийся ряд быстрых колебаний в 120—150 герц с амплитудой около 130  $\mu V$  (рис. 137).

Бразье и Файнзингер (Brazier и Finesinger) отметили, что у психоневротиков в состоянии тоскливости и тревоги альфа-ритм более учащен, чем у здоровых людей, и доходит до 17 в секунду.



Г. М. Френкель (1958) установила, что у большинства больных реактивной депрессией снижены амплитуда колебаний и реактивность на световые раздражения нарастающей яркости.

Исследования больных гипертонической болезнью в разных ее стадиях, проведенные Г. А. Левитиной, Л. Ф. Линчером, С. А. Палатник и Э. Г. Парамоновой (1951), показали, что в I и II стадии болезни возбудимость и реактивность коры мозга повышаются, а в поздних стадиях болезни понижаются.

Романо и Энгель (Romano и Engel) отметили, что на высоте гипертонического приступа ритмика с доминирующей медленной частотой 2—7 в секунду совершенно дезорганизуется, альфа-ритм не выражен, а иногда заметны очень медленные волны длительностью 0,5—1 секунда. При снижении артериального давления электроэнцефалограмма нормализовалась.

И. С. Беритов, В. С. Русинов и С. А. Чугунов зафиксировали появление высоких частот при световых раздражениях в случаях травматических повреждений головного мозга и, в частности, коммоционно-контузионного синдрома. При последнем синдроме, сопровождаемом психогенной слепотой, глухотой и немотой, световое раздражение вызывает усиление альфа-ритма на кривой электроэнцефалограммы.

При диагностике мозговых травм, особенно таких, где локализация очага повреждения при клинических исследованиях затруднена, метод электроэнцефалографии оказывает большую помощь в обнаружении скрытых очагов. Появляющиеся на электроэнцефалограмме медленные высокоамплитудные колебания, характеризующие очаг повреждения, обычно исчезают после успешно проведенной операции.

Среди клинических работ по электроэнцефалографии особенно многочисленны биоэлектрические исследования при эпилепсии, энцефалитах и опухолях мозга.

Подробно изучены биоэлектрические потенциалы при различных формах эпилепсии.

Рассматривая вопрос о значении тормозящих механизмов или барьеров по пути распространения возбуждения в головном мозгу, Ф. Джиббс и Э. Джиббс (Атлас электроэнцефалографии. Т. 2. Эпилепсия, 1953) подвергли анализу различные электрические и химические методы, которые применялись для получения эпилептической электроэнцефалограммы с пиками и волнами («petit mal»). Авторы пришли к выводу, что «форма электроэнцефалограммы, характерная для «petit mal», вызывается субмаксимальным раздражением больших агрегатов нейронов; подобно другим электроэнцефалограммам во время судорожного припадка она характерна для агрегатов нейронов вообще, а не специфична для определенной зоны головного мозга», поскольку форма электроэнцефалограмм с пиками и волнами получается при всех формах эпилепсии, включая очаговую кортикальную. Но возник вопрос, можно ли относить все эти разнообразные формы припадков к «petit mal»: токи действия при «petit mal» считают соответствующими очень слабой судороге большой эпилепсии; медленную волну в составе комплекса пика и волны считают выражением «ступора», аналогично медленной волне, наблюдаемой после припадка большой эпилепсии.

Необходимо отметить, что у больных эпилепсией, которые имели клинический диагноз «grand mal», Ф. Джиббс и Э. Джиббс обнару-



жили типичные электроэнцефалограммы только у 2% из них. Так как термином «grand mal» диагностируются все большие судорожные припадки у больных, отнесенных к группе с «таламической или гипоталамической эпилепсией» (на основании положительных пиков 14 или 6 в секунду на электроэнцефалограмме, снятой во время сна, или у больных с психомоторными припадками, исходящими из одной височной доли, т. е. все большие судорожные припадки независимо от формы и исходного очага), авторы приходят к заключению, что самый термин «grand mal» теряет свое специфическое значение.

По данным Ф. Джиббс и Э. Джиббс и Ленокса, между формой эпилептического припадка и формой волны имеется определенное соотношение. Эти и многие другие ученые утверждали (1935—1943), что пароксизмально возникающие изменения записей патологических волн на электроэнцефалограммах определенно указывают на наличие эпилептического припадка.

Однако Н. Н. Бурденко, П. К. Анохин и В. Е. Майорчик (1945) считали, что форму эпилепсии нельзя определить на основе одних только электроэнцефалограмм.

Следует отметить, что Ф. Джиббс и Э. Джиббс в своем введении к т. 2 «Атласа электроэнцефалографии», «Эпилепсия» (1953) указывают: «Чисто клинический взгляд на эпилепсию непостижим, а чисто энцефалографический — слишком узок, чтобы иметь какой-либо смысл. Слияние обоих взглядов дает ясную и понятную картину».

Поэтому практически для определения типа эпилептических припадков не ограничиваются одними показаниями электроэнцефалограмм, используют также исследования функциональных и анатомических особенностей коры мозга.

Биоэлектрические исследования, в особенности при травматических формах эпилепсии, могут указывать на прогноз заболевания в смысле возможности развития послеоперационных осложнений и рецидивов припадков (В. С. Русинов, С. М. Блинков, М. Н. Ливанов и Н. С. Преображенская, П. И. Шпильберг и др.).

При травматической эпилепсии изменения в электроэнцефалограмме строго локализуются в области расположения патологического очага, что имеет большое значение при решении вопроса о необходимости хирургического вмешательства.

Многие исследователи [Джаспер (Jasper), Пенфилд, Ф. Джиббс и Э. Джиббс и др.] считают, что определение локализации эпилептического очага поражения коры мозга при помощи электроэнцефалографического метода в 90—95% может быть установлено довольно точно.

Результаты исследования биопотенциалов подкорковых образований путем прикладывания электродов к слизистой задней стенки глотки, по данным Е. Ф. Давиденкова - Кулькова, оказались почти аналогичными записям, полученным с выпуклой поверхности черепа. Автор отмечает неоднородность результатов изучения изменения биопотенциалов мозга при диэнцефальной эпилепсии. Встречаются больные, у которых, несмотря на отчетливую выраженность диэнцефальных припадков, кривые мало отличались от нормы. Признаками патологических изменений в диэнцефальной области служат появление на кривых электроэнцефалограмм медленных дельта- и тета-волн, нередко имеющих высокие



**амплитуды.** Появление медленных волн на кривых электроэнцефалограмм наблюдается также у больных энцефалитом.

Линдслей и Коттс (Lindsley и Cotts, 1938) отмечали при энцефалитах появление медленных волн во всех (преимущественно в задних) отделах мозга с одновременным исчезновением альфа-ритма. Росс (Ross, 1945) констатировал появление медленных волн высокой амплитуды в обоих полушариях у детей, больных энцефалитом и менингоэнцефалитом.

Исследования биоэлектрических сдвигов в коре головного мозга при хориоэнцефалите проводили С. А. Чугунов и М. Н. Ливанов, которые установили диффузные изменения электроэнцефалограммы. В то же время М. Н. Ливанов отмечал, что эти изменения особенно выражены в лобно-теменной области; С. А. Чугунов констатировал более резкую выраженность изменений в теменно-затылочной области.

При эпидемическом энцефалите Бергер и др. не находили изменений электрической активности мозга. Н. И. Гращенков, Е. А. Жирмунская и Л. Г. Макарова (1947—1948) показали, что у таких больных имеются изменения в активности мозга: альфа-ритм замедляется или даже пропадает, а бета-ритм имеет более высокие, чем обычно, амплитуды и частоты.

Биоэлектрический метод позволяет более точно поставить топическую диагностику новообразования в зависимости от месторасположения и объема опухоли. Наши исследования (С. А. Саркисов, А. С. Пенчик) по изучению изменений биотоков при экспериментальных опухолях (1937) показали возможность по их характеру определять место и быстроту роста, влияние его на окружающую ткань и на отдаленные области мозга и т. д.

Экспериментально было установлено, что мышечные и парафиновые опухоли сопровождаются нарушениями потенциалов в районе опухоли и в симметричной зоне противоположного полушария. Мышечные опухоли, например, в сенсорных зонах коры нередко приводят к изменениям потенциалов во всем полушарии. Бластомы вызывают нарушение биотоков во всем мозге.

Эти нарушения биотоков выражались в падении потенциалов спонтанных биотоков от пораженного полушария и иногда в появлении медленных волн большого вольтажа.

В. Е. Майорчик и В. С. Русинов установили, что при подкорковых опухолях мозга человека появляются медленные волны и что над поверхностью лежащей опухоли электрическая активность отсутствует, а в ее окружности появляются медленные волны. При локализации же опухоли в передних отделах полушарий на электроэнцефалограммах височных и лобных областей отмечаются быстрые, аксоноподобные колебания потенциалов. Авторы отмечали, что при раке и туберкуломах медленные волны распространяются на все области полушарий. По динамике нарушений потенциалов возможно судить о доброкачественности или злокачественности исследуемой опухоли, локализации или диффузности этих нарушений, количестве очагов поражений.

Биоэлектрические исследования при психических заболеваниях (шизофрения, различные формы маниакальных и депрессивных состояний) уточняют характер нарушения высшей нервной деятельности.



Известно, что шизофрения имеет многочисленные клинические проявления, соответственно и характер биоэлектрических изменений отличается большим разнообразием. Но общим для всех форм шизофрении являются патологические формы волн и почти полное отсутствие изменений электроэнцефалограмм при вызывании реакций на внешние воздействия таких раздражителей, как звук и свет.

Необходимо подчеркнуть, что не всегда одни и те же изменения биопотенциалов при шизофрении интерпретируются одинаково. Этим и объясняется противоречивость суждений об изменениях в электроэнцефалограмме при шизофрении.

Ф. Джиббс и Э. Джиббс и Ленокс (1938), учитывая, что характер дизритмии у шизофреников и эпилептиков сходен, пришли к заключению о существовании патогенетической родственности между шизофренией и эпилепсией. Эту же мысль поддерживают Р. А. Дэвис, К. Х. Файнли и К. Н. Кемпбелл (Davis, Finley, Campbell, 1941), справедливо утверждая, что на основе характера электроэнцефалограмм нельзя установить связи между шизофренией и эпилепсией.

Как указывает Хилл, существуют некоторые больные с поражениями височной доли, страдающие эпилептическими судорогами и шизофренным состоянием психики. Существуют и другие больные без всяких поражений головного мозга, но с повторным шизофренным состоянием психики, обычно кататонического характера. У некоторых из них наблюдаются случайные судороги. Эти судороги можно оценивать как эпилептические. Кривая электроэнцефалограмм у 25% таких больных изменена (наблюдается симметричная пароксизмальная деятельность). Эти нарушения выявляются в виде острых зубцов, медленных волн или отдельных форм зубцов и волн. Такие общие нарушения для эпилепсии и шизофрении дают некоторым авторам возможность утверждать, что существует сродство между эпилепсией и шизофренией (преимущественно появляющееся у больных с кататонией). Это сродство, по мнению авторов, проявляется также судорогами, миоклоническими подергиваниями, сумеречным и дремотным состоянием, очаговыми расстройствами чувствительности, которые могут наблюдаться при кататонии, особенно в ее конечный период. В то же время известно, что у страдающих шизофренией больных, у которых в клинической картине наблюдаются эпилептические симптомы, назначение судорожной терапии приводит к наиболее благоприятным результатам.

Значение изучения характера кривых электроэнцефалограмм, снятых у больных, страдающих шизофренией, многими исследователями оценивается по-разному.

К. Файнли (Finley, 1941) при исследовании 500 случаев различных форм шизофрении не удалось выявить связи между записями на электроэнцефалограммах и особенностями клинического проявления заболевания.

П. И. Шпильберг, наоборот, считает, что электроэнцефалограммы коррелируют с состоянием больного шизофренией: быстрые колебания потенциала соответствуют состоянию возбуждения больных, а нормальные или замедленные колебания наблюдаются в состоянии апатии и вялости. П. И. Шпильберг также указывает на наличие сходства между кривыми биотоков, записанными при кататонии и некоторых эпилептических состояниях.



С. А. Чугунов (1948—1949) обнаружил следующие особенности электроэнцефалограммы у больных шизофренией: тип кривых очень разнообразен, но не специфичен для больных шизофренией; амплитуда и частота альфа-ритма неравномерны. В то же время в зависимости от состояния эмоциональной сферы больного колебания потенциала значительно изменяются. Он, так же как и П. И. Шпильберг, наблюдал, что внешние раздражители (свет и звук) не вызывают изменений кривых электроэнцефалограмм и что при кататоническом возбуждении преобладают эпилептоидные разряды, частый ритм и высокие медленные волны. При кататоническом возбуждении С. А. Чугунов отмечал частый ритм (75—85 в секунду) малой амплитуды (20—30 в секунду), группы пикоподобных колебаний (до 100 в секунду) высокой амплитуды (120—150 в секунду), высокие острые волны и единичные эпилептоидные разряды. Девис (Davis, 1940) указывал, что наиболее нормальные записи кривых электроэнцефалограмм свойственны больным, страдающим параноидной формой шизофрении.

Н. Н. Дзидзишвили (1948), А. И. Ройтбак и Н. А. Саванели (1953—1954), используя биоэлектрическую активность больных шизофренией, подчеркивали ее асинхронность и нарушение координации между симметричными участками обоих полушарий. В отличие от Н. Н. Дзидзишвили, А. И. Ройтбак и Н. А. Саванели не считают эту дискоординацию специфичной для шизофрении; по их мнению, характер изменений электрических потенциалов коры зависит от стадии болезни, а не от ее формы.

Изучение биоэлектрических кривых мозга дает право сделать вывод, что при одних и тех же патофизиологических явлениях или клинических проявлениях заболевания характер проявления электрической активности может быть различным. В то же время различные заболевания нервной системы могут характеризоваться почти одинаковыми изменениями биоэлектрических потенциалов мозга. Поэтому нельзя установить стандартную специфичность биоэлектрических кривых для отдельных нервных и психических заболеваний.

Дальнейшее усовершенствование регистрирующей и усилительной аппаратуры несомненно будет способствовать определению тончайших изменений биоэлектрических явлений при различных заболеваниях мозга, в том числе при заболеваниях без грубых изменений мозговой ткани.

Изучение биоэлектрических явлений при нервных и психических заболеваниях следует рассматривать как методику выявления нарушений механизмов нервной деятельности, дополняющую клиническое изучение больного. Ошибочно рассматривать исследование биотоков мозга как самостоятельный метод изучения сложных процессов мозговой деятельности и ставить диагноз и говорить о прогнозе заболевания только на основании данных электроэнцефалографии. Подобный ошибочный путь изучения биоэлектрических явлений мозга основывается на ошибочном представлении, что биотоки выражают все особенности и свойства высших отделов центральной нервной системы в норме и патологии.

Между тем мы еще далеко не знаем все особенности и свойства живой материи, а тем более всех физико-химических свойств нервной ткани и процессов ее деятельности. Современные исследования открывают, например, новые магнитные свойства дезоксирибонуклеиновой кислоты и комплексов нуклеиновых кислот с белками, т. е. веществ,



которые, по-видимому, играют исключительную роль в тонких биологических процессах. Однако мы еще не умеем улавливать эти процессы, в том числе и методом записи биоэлектрических явлений. Установлено, что у дезоксирибонуклеиновых кислот диэлектрические постоянные в 1000 раз больше, чем у известных органических веществ. Нет сомнения в том, что предстоящие исследования и выявление новых физико-химических свойств комплексных белковых и нуклеиновых кислот откроют новые пути дальнейшего проникновения в изучение тончайших структурных и функциональных механизмов сложных и наиболее интимных процессов высшей нервной деятельности. Следовательно, современные биоэлектрические явления выражают более общие биологические процессы деятельности мозговой ткани, общие свойства многих процессов высшей нервной деятельности как в норме, так и патологии.



## БИОГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУР МОЗГА<sup>1</sup>

Нервная ткань, чрезвычайно гетерогенная по структуре и функции, складывается из таких же биохимических структур, как и другие ткани организма, и в ней протекают такие же обменные процессы. Однако на этой общей энергетической основе возникают и развиваются (неизвестными путями) специфические сложнейшие нервные функции. Изучение состава нервной ткани и обменных процессов, совершающихся в ней, является необходимым в познании разнообразных функций мозга.

Совершенствование и создание новых методов биохимического и гистохимического анализа (спектрофотометрия, дифференциальное центрифугирование, радиоавтография, метод радиоактивных изотопов, электронная микроскопия и др.) позволяют постепенно раскрывать закономерности течения и организации обменных процессов в разных микроструктурах мозга. Обнаруживается тесная связь и взаимообусловленность между отдельными структурами нервных и других клеток мозга и обменными процессами. Эти методики позволили установить, что не только цитоплазма и ядро, но и оболочка клеток, а также мембраны, окружающие субцеллюлярные гранулы, представляют собой высокоспециализированные образования, обладающие ферментативной активностью и играющие важную роль в регуляции клеточной дифференцировки и обмена.

Изучение функций и взаимодействия биохимических структур клетки при осуществлении ее отправлений, в основе которых лежит обмен веществ, необходимо для познания механизмов координационной деятельности ферментных систем, управляющих этими обменными процессами, а также для познания закономерностей возникновения и развития функций нервной клетки. Это является необходимым этапом в исследовании обмена мозга и его функций как целого, поскольку скорость, в особенности обменных процессов в мозгу, зависит не только от биохимических

<sup>1</sup> Приводимые в настоящей главе сведения являются обобщением исследований, проводимых в лаборатории биогистохимии Института мозга АМН СССР, а также некоторых трудов советских и зарубежных ученых.



процессов внутри клетки и внутриклеточных факторов, регулирующих эти процессы, но и от ряда внешних условий и факторов, обуславливающих и регулирующих доставку метаболитов и кислорода в мозг и его отдельные клетки, торможение или активацию ферментов и т. д.

Одновременно с количественными и качественными изменениями «организации» обменных процессов внутри самой клетки, по мере совершенствования нервной деятельности животных усложняются и дифференцируются механизмы регуляции биохимических процессов на тканевом уровне и на уровне всего организма и тем самым создаются необходимые условия для деятельности нервной системы.

Топография биохимических соединений по отдельным структурным образованиям мозга, а также обменные процессы в них еще недостаточно изучены. Между тем вопросы биохимических особенностей отдельных структурных образований мозга приобретают важное значение в понимании функциональных особенностей отдельных анализаторов и системы анализаторов. Эти вопросы становятся особенно важными, когда речь идет об установлении закономерностей процессов высших отделов центральной нервной системы.

Первые биохимические исследования мозга относятся к середине прошлого века. Изучение химического состава мозга — это в первую очередь определение в целом мозге, а позднее в отдельных его частях содержания липидов, белков, различных фосфорных соединений и других веществ [Петровский, 1873; Эвальд (Ewald, 1892); Я. А. Данилевский, 1891—1919; Словцев, 1899, 1921; Шкарин, 1903; Халлибертон (Halliburton, 1905); А. В. Палладин и сотрудники, 1936; Э. Е. Гурвич, 1940; А. В. Палладин, 1948; Л. А. Плотникова, 1949, и др.].

В результате совместных усилий многих исследователей создалось представление о закономерностях распределения и содержания белков, липидов и других биологически активных веществ в различных отделах мозга животных и человека. Выяснилось, например, что липидов в сером веществе мозга (кора большого мозга) содержится приблизительно в 1,5 раза меньше, чем в белом веществе, а белков, наоборот, в коре почти в 2 раза больше, чем в белом веществе. Наибольшее количество холестерина и ненасыщенных фосфатидов было обнаружено в сером веществе спинного мозга, меньше их — в подкорковых узлах и мозжечке и минимальное количество — в сером веществе больших полушарий.

На основании этих исследований А. В. Палладин пришел к следующему заключению: «Наименьшее содержание холестерина в сером веществе больших полушарий дает основание предполагать, что он и фосфатиды не являются веществами, характерными для высокодифференцированных клеток»<sup>1</sup>.

С начала XX столетия изучение химического состава мозга стало сочетаться с изучением интенсивности биохимических процессов в нем, с установлением энергетических взаимоотношений и химической характеристики биологически активных веществ — ферментов, витаминов, субстратов — промежуточных продуктов реакций обмена веществ и т. д. Сравнительная характеристика разных отделов мозга показала, что в филогенетически более молодых образованиях мозга, являющихся

<sup>1</sup> А. В. Палладин. Биологическая химия. М., 1946, стр. 507.



структурными образованиями, выполняющими наиболее сложные и дифференцированные функции (например, кора больших полушарий или кора мозжечка) по сравнению с менее дифференцированными образованиями (продолговатый и спинной мозг), содержится большее количество белков (А. В. Палладин и сотрудники) и характеризуются они более высокой активностью окислительных ферментов и интенсивностью дыхания [Диксон и Мейер (Dixon, Meyer, 1936); Химвич и Фацекас (Himwich, Fazekas, 1941); Тейлор и Гарривельд (Tyler, Herreveld, 1941, 1942); Н. А. Вержбинская, 1958; З. Д. Пигарева, 1960, и др.], более высоким гликолизом и активностью гликолитических ферментов (А. В. Палладин и сотрудники, 1948; Н. А. Вержбинская, 1957; Б. И. Хайкина, 1954, и др.).

Как показали биохимические исследования мозга в эволюционном аспекте, наряду с нарастанием интенсивности энергетического и других типов обмена веществ в нем одновременно наблюдается снижение относительной концентрации биологически активных веществ, что, по-видимому, свидетельствует о соответственном увеличении эффективности различных циклов обмена.

По данным Е. М. Крепса (1958) и Н. А. Вержбинской (1952, 1957), филогенетическое развитие мозга сопровождается нарастанием интенсивности процесса дыхания и одновременно его качественными изменениями, обусловленными увеличением эффективности ферментных систем, управляющих окислительным обменом. В мозгу формируется сложная система процессов — окислительная система, основой которой является кислород. Активность этой системы определяется наличием в мозге цитохрома и фермента цитохромоксидазы. Закономерности развития процесса мозгового дыхания в филогенезе подтверждают онтогенетические исследования (З. Д. Пигарева, 1960).

Различные зоны коры больших полушарий головного мозга по интенсивности обменных процессов неравноценны. Изменение функционального состояния отдельных корковых зон, подвергавшихся воздействию (разрушение периферических отделов анализаторных систем и другие виды деафферентации, выработка условных рефлексов на раздражитель, адресованный к определенному анализатору, и т. д.), сопровождается изменениями течения в них обменных процессов. Эти факторы говорят о закономерных соотношениях между обменом веществ и функцией отдельных корковых полей; в то же время они свидетельствуют о наличии взаимосвязи между биохимическими процессами отдельных зон и общим метаболизмом коры [Г. Я. Городисская, 1925, 1926, 1941; А. В. Палладин, 1937; И. Л. Бенькович, 1946; Эллиот (Elliot, 1948); Бурген и Чипман (Burgen, Chipman, 1951); З. Д. Пигарева, 1957; Е. М. Крепс, 1958; Мендельсон (Mendelson, 1961)].

Изучение химической топографии и биохимии функциональных зон коры больших полушарий в Советском Союзе впервые проводилось Г. Я. Городисской, работающей в лаборатории, руководимой А. В. Палладиным.

Г. Я. Городисская (1925, 1926), Г. Я. Городисская и Т. Е. Любарская (1928), Г. Я. Городисская и Г. В. Дробова (1935), А. В. Палладин (1948) и др. установили, что участки коры с различной гистологической структурой характеризуются различным составом и количеством отдель-



ных химических элементов (азот, фосфор и др.) и важнейших для их функционирования соединений.

Г. Я. Городисская (1926) исследовала содержание белка и липидов в мозгу человека (60 случаев). Она установила, что наибольшее количество холестерина имеется в двигательной области коры, а в лобном полюсе его почти в 2 раза меньше. Г. Я. Городисская пришла к следующим выводам: 1) наибольшее количество общего азота и липидов содержится в двигательной области; 2) наименьшее количество липидов содержится в ассоциационных центрах; 3) чем функционально дифференцированнее отдел нервной системы, тем меньше в нем липидов и тем больше белковых веществ. Так, например, в сером веществе липиды составляют около  $\frac{1}{3}$  сухого остатка, а в белом — почти  $\frac{3}{4}$ . Кора большого мозга беднее липидами, чем серое вещество подкорковых узлов.

Г. Я. Городисская нашла, что различные структуры большого мозга собаки мало отличаются друг от друга по количеству связанного холестерина.

Различное содержание азота и фосфора в отдельных корковых полях у животных было установлено М. Я. Серейским и Р. Е. Топштейном (1931), М. Я. Серейским (1940), Э. Е. Гурвич (1944), И. Л. Бенюковичем (1946) и др.

На основании собственных экспериментальных данных Э. Е. Гурвич (1944) пришла к выводу, что отличия в содержании общего азота и кислоторастворимого фосфора в различных участках коры больших полушарий животных соответствуют различию цитоархитектонической структуры указанных участков мозга и могут в известной мере считаться для них характерным признаком.

Значительную разницу в содержании связанного холестерина, ненасыщенных фосфатидов и воды наряду со сходством в содержании общего и свободного холестерина обнаружила Л. А. Плотникова (1946, 1949, 1954) при сопоставлении отдельных полей коры большого мозга собак и человека.

Показаны отличия в составе белковых фракций из отдельных частей коры больших полушарий. Так, по данным амстердамского биохимика Бооя (Booy, 1959), применявшего электрофоретический метод исследования, в затылочной части коры большого мозга человека содержится 8 фракций белка, а в передней части — только 7. В белковых фракциях затылочной доли коры обнаруживается преальбумин, он отсутствует во фракциях передней доли.

Значительные отличия в составе белков были установлены для серого и белого вещества мозга.

По данным М. Н. Баранова (1958), не удастся установить заметных отличий по содержанию фосфора и фосфолипидов в зрительной, двигательной и слуховой зонах коры крыс. Содержание макроэргических соединений, в частности аденозинтрифосфата и креатинфосфата, в этих зонах является почти одинаковым (несколько больше аденозинтрифосфата было найдено в двигательной зоне).

Мендельсон, Греннел, Эрвин и Линакс (Mendelson, Grenell, Ervin, Linacs, 1961) нашли, что среднее содержание аденозинтрифосфата в коре кошек составляет 7  $\mu$ г на 1 г сырого веса ткани. И у этих животных содержание аденозинтрифосфата в гомологичных областях коры больших полушарий является одинаковым.



Исследованиями Е. М. Крепса и сотрудников (Е. М. Крепс, А. А. Смирнов, Д. А. Четвериков, 1954; А. А. Смирнов, 1955; Е. М. Крепс, 1957) установлены некоторые отличия между отдельными зонами коры больших полушарий собак по интенсивности обновления фосфора в фосфолипидах и рибонуклеиновой кислоте. Так, обновление фосфора в этих соединениях в двигательной зоне происходит быстрее, чем в слуховой и зрительной зонах. Обмен фосфора фосфолипидов в слуховой зоне идет медленнее, чем в зрительной. Скорость же обновления фосфора в рибонуклеиновой кислоте в этих двух зонах является одинаковой.

По-видимому, степень выраженности биохимических различий между отдельными областями коры больших полушарий у животных и человека определяется несколькими факторами, в частности, особенностями строения и функций коры у данного вида и значимостью того или другого вещества в обменных процессах мозга. Количественно отличия между отдельными областями коры, устанавливаемые при исследовании цельной ткани этих областей, в значительной мере сглаживаются, поскольку отдельные биологически активные вещества обычно распределяются по клеткам разного типа в пределах каждой области коры неравномерно.

Различная структура и функция отдельных корковых полей дают основание полагать, что эти поля отличаются между собой и по активности ферментных систем, управляющих основными обменными реакциями. К сожалению, распределение ферментов в отдельных архитектурных образованиях коры большого мозга, а также взаимосвязь между активностью ферментов и функциями мозгового субстрата изучены слабо: имеющиеся в литературе отдельные сведения касаются в основном распределения ферментов энергетического обмена в некоторых участках коры больших полушарий животных и человека.

Исследования Ашби (Ashby, 1944) показали, что у человека максимальная активность угольной ангидразы характерна для затылочной области коры больших полушарий, минимальная — для височной области; активность этого фермента в лобной и теменной областях равная.

Различие активности угольной ангидразы в отдельных областях коры больших полушарий собак выявляется в меньшей степени, чем у человека. Максимальная активность фермента обнаруживается в лобной области коры, минимальная — в височной; активность угольной ангидразы в теменной и затылочной областях равная. Более низкое содержание угольной ангидразы в зрительной области коры больших полушарий собак по сравнению с человеком автор объясняет сравнительно меньшим развитием у собак функции зрения.

Активность угольной ангидразы, по данным Ашби, в ткани задней половины коры больших полушарий морских свинок на 30% выше, чем в передней.

Небольшие отличия в активности угольной ангидразы зрительной, слуховой и двигательной зон коры больших полушарий кроликов и собак были отмечены З. Д. Пигаревой (1957).

Эллиот (1948) исследовал особенности окислительного метаболизма отдельных зон коры больших полушарий различных животных. Он установил, что интенсивность дыхания мозговой ткани лобной, теменной, затылочной и височной областей коры больших полушарий кроли-

ков, кошек, о  
нами. Дыхани  
(мышь, крысы  
ральных участ

Поглощение ки  
среде (1 мг

Вес тела в г	Част доса
-----------------	--------------

17,5	3,
18	3,
18	3,
18	3,

96	3,4
104	3,3
113	3,4

212	3,4
221	3,3
254	3,8

256	3,7
289	4,2
292	4,3

300	3,8
-----	-----

М о р с к и е

402	3,0
497	3,0

Близкие  
вой зонах кор  
ной зоне: соот  
веса ткани за  
гликолитическ  
несколько выш  
влажного веса  
Активност  
личных зонах  
дыхания. Бурт  
гидрогеназы в



ков, кошек, обезьян, собак и людей характеризуется близкими величинами. Дыхание срезов мозговой ткани из дорсальных участков коры (мыши, крысы и морские свинки) несколько интенсивнее, чем из латеральных участков (табл. 1).

Таблица 1

Поглощение кислорода срезами коры больших полушарий в фосфатно-буферной среде (1 мг/1 г/1 час) за первые 30 минут (исследования Эллиотта, 1948)

Вес тела в г	Части коры больших полушарий		Вес тела в кг	Зона коры больших полушарий			
	дорсальная	латеральная		лобная	теменная	затылочная	височная
М ы ш и							
17,5	3,8	3,4	1,9	2,0	2,1	2,2	1,8
18	3,7	3,5	1,9	1,9	2,0	2,2	1,8
18	3,7	3,6	4,0	2,0	2,0	2,0	1,8
18	3,8	3,7	4,75	—	2,0	2,2	1,8
К р ы с ы							
96	3,4	3,0	2,1	2,6	2,5	2,5	2,1
104	3,3	3,1	2,9	2,7	2,5	2,5	2,1
113	3,4	3,0					
К о ш к и							
О б е з ь я н ы							
212	3,4	3,0	6,8	2,7	2,3	2,7	2,2
221	3,3	3,1	7,5	(1,7)	(1,8)	2,9	2,6
254	3,8	3,2					
С о б а к и							
256	3,7	3,0	8,4	2,3	2,5	2,6	2,1
289	4,2	3,4	27,3		2,1		1,5
292	4,3	3,6					
Ч е л о в е к							
300	3,8	3,6				2,5	
М о р с к и е   с в и н к и							
402	3,0	2,6	450	1,4	1,4	1,3	1,2
497	3,0	2,7	500	1,7	1,6	1,7	1,9
В о л ы							

Близкие величины интенсивности дыхания в зрительной и слуховой зонах коры у собак (с незначительным превалированием в зрительной зоне: соответственно 202 и 194 мм<sup>3</sup> кислорода на 100 мг влажного веса ткани за 1 час) были определены Л. С. Черкасовой (1954). Уровень гликолитических процессов, по ее данным, в двигательной зоне был несколько выше, чем в зрительной (163 и 132 мм<sup>3</sup>, углекислоты на 100 мг влажного веса ткани за 1 час соответственно).

Активность ферментов, осуществляющих процесс дыхания, в различных зонах коры выявляется ярче, чем суммарная интенсивность дыхания. Бурген и Чипман (1951) показали, что активность сукциндегидрогеназы в отдельных зонах коры собак различна: в зонах 18 и



19 она равна 93%, в зоне 4—88%, в зоне 6—80%, в зоне 8—72%, в зоне 51—44%<sup>1</sup>.

Е. В. Лахно и Р. В. Чаговец (1953) нашли, что восстанавливающие свойства отдельных частей коры больших полушарий кроликов неодинаковы. Серое вещество задних областей правого и левого полушарий способно обесцвечивать значительно больше метиленовой сини (72,2  $\mu$ г на 1 г свежей ткани в минуту), чем вещество из средних областей (69  $\mu$ г) или передних областей (49,7—48,8  $\mu$ г) коры.

В. В. Португалов и В. А. Яковлев (1953) также установили различие по активности сукциндегидрогеназы между различными зонами коры больших полушарий головного мозга. Так, у кошек активность сукциндегидрогеназы в двигательной области достигала 1, в слуховой — она составляла 0,95, в области старой и древней коры — 0,82 условной единицы. Активность фермента в коре была в 3—5 раз выше, чем в белом веществе больших полушарий (рис. 137, 138а, в).

По данным З. Д. Пигаревой (1958), зрительная, слуховая и двигательная зоны коры больших полушарий собак отличаются более высокими уровнями активности окислительных ферментов и более низкими уровнями активности холинэстеразы по сравнению с одноименными зонами коры кроликов. Так, например, активность цитохромоксидазы в коре собак почти в 2 раза выше, чем у кроликов, активность холинэстеразы, наоборот, в 2—3 раза ниже, чем у кроликов. Активность же цитохромной системы у обоих видов животных почти одинаковая.

У собак, животных с высокоразвитой кортикализацией функций, различия в активности цитохромной системы и холинэстеразы в отдельных зонах коры больших полушарий проявляются в большей степени, чем у кроликов, кора которых относительно мало дифференцирована (табл. 2).

Таблица 2

Активность ферментов в зрительной, слуховой и двигательной зонах коры больших полушарий у взрослых кроликов и собак в микролитрах кислорода (углекислоты) на 10 мг влажной ткани за 1 час (исследования З. Д. Пигаревой)

Цитохромоксидаза			Цитохромная система			Холинэстераза		
Зоны коры больших полушарий								
зритель- ная	слуховая	двига- тельная	зритель- ная	слуховая	двига- тельная	зритель- ная	слуховая	двига- тельная
К р о л и к и								
430	470	421	27,9	23,8	22,2	60,7	73,9	45,3
100	109	98	100	85	79	100	118	75
С о б а к и								
666	581	662	29,6	29,0	20,2	15,3	26,5	22,1
100	87	99	100	99	68	100	173	144

Активность холинэстеразы в отдельных полях коры неоднократно изучалась [Нахманзон (Nachmansohn, 1937); Бурген и Чипман, 1951; Тоуэр и Эллиот (Tower, Elliott, 1952) и др.]. Нахманзон

<sup>1</sup> За 100% принята активность фермента в больших полушариях, равная 166,7 мг янтарной кислоты, дегидрогенизированной 1 г влажного веса ткани за 1 час.



определил, что активность холинэстеразы в моторных и сенсорных областях коры различных млекопитающих почти равная, при этом активность в латеральных частях коры несколько выше, чем в дорсальных.

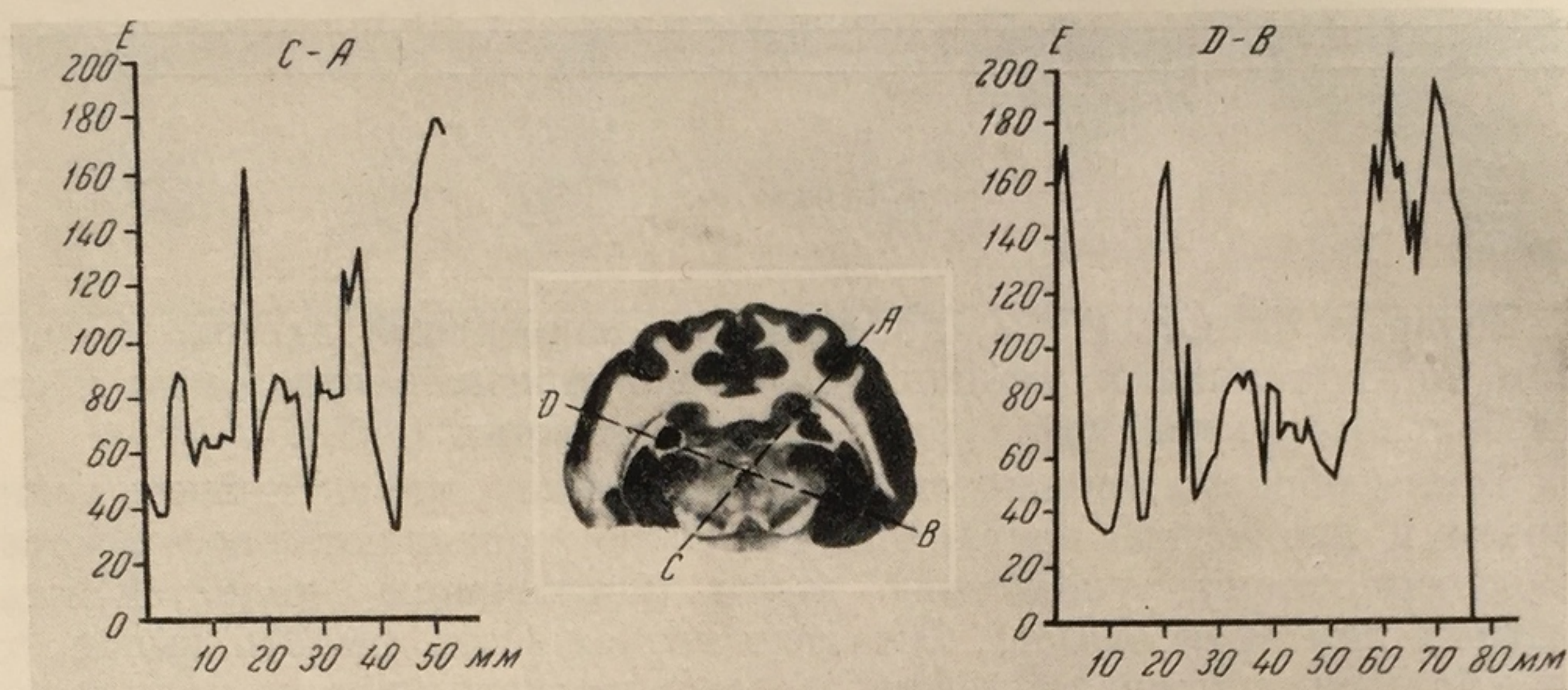


Рис. 138а. Распределение сукциндегидразы в мозгу кошки на уровне переднего двухолмия. Линия *СА* проходит через ножки мозга, черное вещество, красное ядро, центральное серое вещество, переднее двухолмие, аммонов рог и кору париетальной области. Линия *ДВ* проходит через кору темпоральной области, головку хвостатого ядра, переднее двухолмие, центральное серое вещество, ретикулярные ядра, старую кору, интеренальную кору.

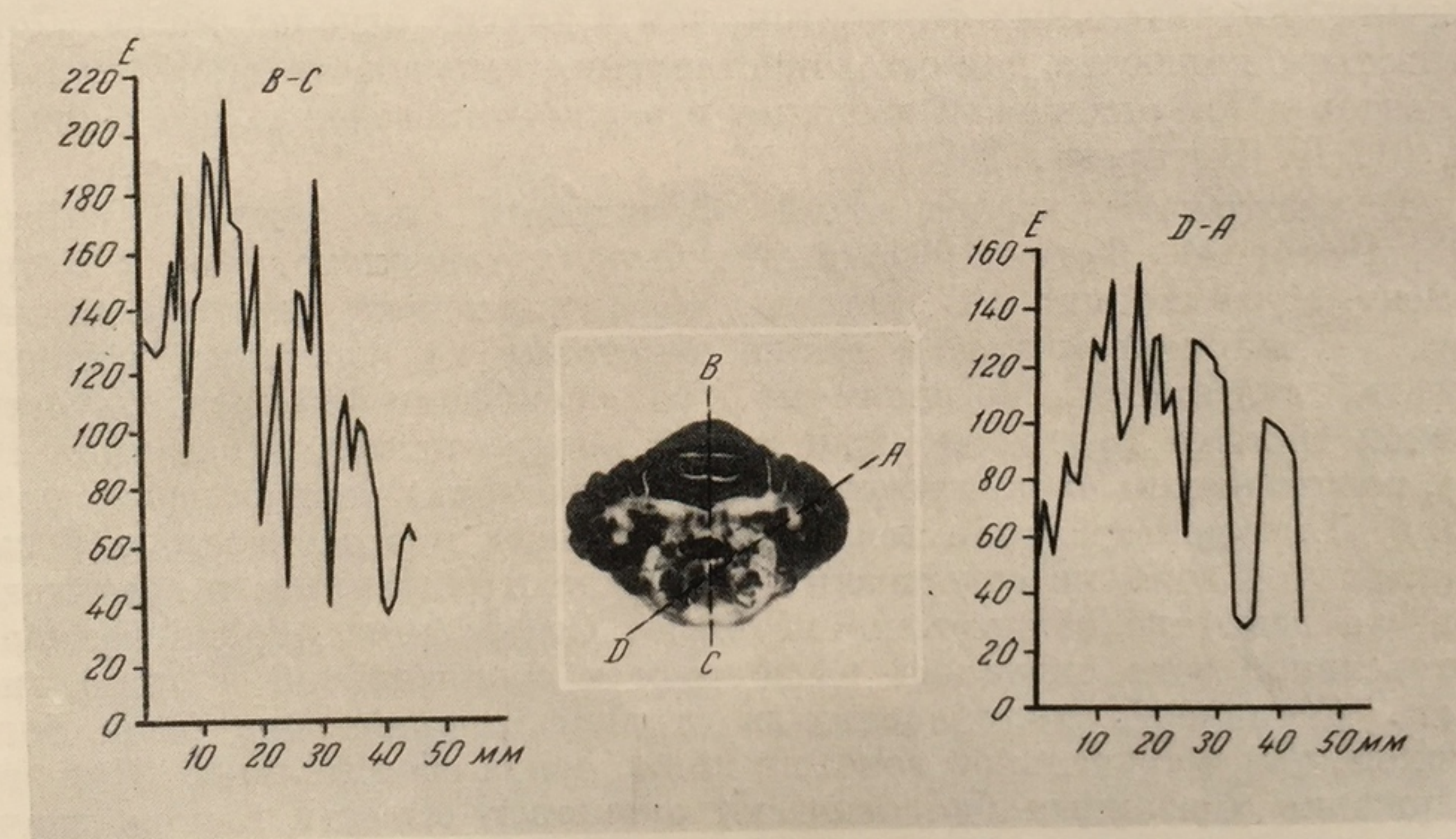


Рис. 138б. Распределение холинэстеразы в мозгу кошки на уровне варолиева моста. Линия *ВС* проходит через червь мозжечка, внутренние ядра мозжечка (кровельное), язычок мозжечка, задний продольный пучок, ядра шва. Линия *ДА* проходит через трапецевидное тело, верхнюю оливу, ретикулярную формацию, вестибулярную формацию (ядра Дейтерса и Бехтерева), мозжечок.

Бурген и Чипман (1951) указывают, что разные зоны коры больших полушарий взрослых собак обнаруживают заметные отличия по активности холинэстеразы (табл. 3).



Таблица 3

Активность холинэстеразы в различных зонах коры больших полушарий в микролитрах углекислоты на 1 г влажной ткани за 10 минут (исследования Бурген и Чипман)

Зона	Активность	Зона	Активность
6a	442	18,19	225
4a	351	23,24	382
52	427	51	897

Тоуэр и Эллиот (1952) получили сравнительные данные о содержании ацетилхолина и активности холинэстеразы в отдельных частях коры больших полушарий в ряду млекопитающих (табл. 4).

Таким образом, можно сделать заключение, что активность холинэстеразы и количество ацетилхолина в коре уменьшаются соответственно эволюционному усложнению мозга (исключением является класс копытных или травоядных). Это дает возможность сделать вывод, что в коре больших полушарий в филогенезе животного мира по мере усложнения функций и структур мозга специализация функций отдельных полей коры сопровождается биохимической специализацией. Последняя, по-видимому, обусловлена не только изменением локализации, но и изменениями скорости отдельных клеточных процессов. Можно также высказать предположение, что более сложная функция коры осуществляется в условиях относительно более низкой активности холинэстеразы или окислительных ферментов, чем в других отделах мозга. Доказательством являются данные сопоставления активности окислительных ферментов и интенсивности дыхания в различных отделах мозга животных (З. Д. Пигарева, 1960).

В результате исследований Фельдберга и Фогт (Feldberg, Vogt, 1948), М. Фогт (1954) и др. было установлено, что и второй фермент ацетилхолиновой системы, обеспечивающий синтез ацетилхолина, — холинацетилаза, а также некоторые из известных активных веществ, связанных, по-видимому, со специфической деятельностью нервной системы (5-гидрокситриптами, норадреналин, субстанция Р и др.), распределены неравномерно в отдельных зонах коры больших полушарий. Так, двигательная зона коры большого мозга оказалась богаче обонятельной зоны по содержанию 5-гидрокситриптамина; в зрительной зоне это вещество обнаружено не было. Содержание норадреналина в двигательной зоне оказалось выше, чем в обонятельной и зрительной зонах. Активность холинацетилазы в двигательной зоне была более высокой, чем в зрительной зоне, но ниже, чем в обонятельной. При этом содержание указанных биологически активных веществ в коре значительно уступает содержанию их в остальных отделах центральной нервной системы, наиболее богат ими оказался гипоталамус и араа постrema.

Таким образом, соответственно различиям структуры и функции отдельные области коры больших полушарий мозга животных характеризуются разными величинами активности ферментов общего энергетического и специфического (ацетилхолинового) типа обмена. Степень выраженности биохимических особенностей в отдельных областях коры, по-видимому, обусловлена различным уровнем развития той или другой анализаторной системы в деятельности данного вида животного.



Таблица 4

Содержание ацетилхолина и холинэстеразы в коре больших полушарий у различных взрослых млекопитающих, не подвергшихся анестезии (исследования Тоуэра и Эллиота)

Животные	Область коры больших полушарий	Количество животных	Содержание ацетилхолина $\gamma$ на 1г (среднее)	Среднее для вида	Количество животных	Активность холинэстеразы в мл углекислоты на 1 г за 1 час		
						пределы	среднее	среднее для вида
Мыши	Дорсальная	5	7,2	7,35	6	55,5 — 7,15	7,0	—
	Латеральная	6	7,45		6	11,0 — 16,7	12,4	9,7
Крысы	Дорсальная передняя	5	4,05	4,35	7	3,85 — 7,25	5,1	—
	Дорсальная задняя	4	4,80		6	3,6 — 6,4	4,75	5,2
	Латеральная	4	3,95		7	3,95 — 8,35	5,6	
Морские свинки	Дорсальная передняя	4	4,2	4,2	8	4,3 — 4,75	4,45	4,3
	Дорсальная задняя	3	4,43		3	4,3 — 4,65	4,45	
	Латеральная	3	3,95		3	3,6 — 4,4	3,95	
Кролики	Дорсальная передняя	3	3,1	3,35	3	6,25 — 6,65	6,45	6,6
	Дорсальная задняя	3	3,05		3	5,9 — 6,35	6,2	
	Латеральная	3	3,85		3	7,0 — 7,65	7,25	
Кошки	Лобная	4	2,4	2,35	3	3,4 — 3,5	3,45	3,45
	Теменная	4	2,2		3	2,7 — 3,45	3,1	
	Затылочная	5	2,05		3	2,25 — 2,95	2,65	
	Сильвиева борозда	6	2,6		4	3,8 — 4,95	4,4	
Собаки	Лобная	5	1,45	1,65	4	2,0 — 3,2	2,5	2,4
	Теменная	3	1,8		3	2,16 — 2,75	2,5	
	Затылочная	5	1,45		3	1,95 — 2,3	2,05	
	Сильвиева борозда	5	1,95		4	2,0 — 3,55	2,4	
Обезьяны	Лобная	2	1,45	1,5	2	1,3 — 1,55	1,4	1,8
	Теменная	2	1,45		2	1,8 — 2,6	2,2	
	Затылочная	2	1,7		2	1,55 — 1,7	1,6	
	Височная	2	1,45		2	1,8 — 1,9	1,85	
Быки	Дорсальная передняя	1	1,25	1,5	3	0,85 — 2,05	1,4	1,7
	Дорсальная задняя	1	1,35		3	1,4 — 1,9	1,6	
	Латеральная	1	1,95		3	1,9 — 2,3	2,05	
Человек	Височная	3	0,55	0,55	5	0,75 — 1,05	0,95	0,95



В последние годы было много опубликовано исследований в области корреляции биохимического состава нервной ткани с ее микроскопической анатомией.

Поуп (Pore, 1954) в статье «Взаимоотношение нейрхимии с микроскопической анатомией нервной системы» приводит обзор гистологических работ ряда ученых; эти работы касаются точной морфологии элементов, составляющих центральную нервную систему человека.

По приблизительным подсчетам Поупа, нейроны и особенно дендриты составляют около трети коркового объема. Остальные две трети объема заполнены кровеносными сосудами и глиальными клетками ( $1/3$ ) и экстрацеллюлярной жидкостью ( $1/3$ ). Поуп указывает, что эти соотношения должны меняться в разных анатомических структурах у одного и того же вида и в соответствующих структурах различных животных соответственно усложнению развития мозга.

Изменение клеточного состава, усложнение строения и функциональная дифференцировка нейронов в коре животных в филогенезе сопровождаются изменением содержания биологически активных веществ и интенсивности их реакций в отдельных микроструктурах коры, что определенным образом отражается на суммарном уровне обменных процессов всей коры и отдельных ее зон. Так, например, общая метаболическая активность серого вещества изокортекса человека зависит от обширных разветвлений мшистых клеточных тел.

Микробиохимические методы позволили установить, что различные типы клеток и их отдельные части обнаруживают неодинаковый уровень обменных процессов. Обнаружено неодинаковое содержание белков, липидов, ферментов и т. д. не только в разных типах клеток (нейроны, глия и др.) мозга, но и в клетках определенного вида как из различных, так и из одного и того же отдела мозга. Это позволяет высказать предположение о существовании химической архитектоники мозга и, в частности, коры больших полушарий.

На существование химической архитектоники указывают некоторые особенности распределения биологически активных веществ в разных слоях коры. Исследования Робинс, Шмит и Уд (Robins, Smith, Eudt, 1956) показали, что в двигательной области коры обезьян в направлении от наружных к внутренним слоям наблюдалось постепенное снижение количества белков и увеличение содержания липидов начиная с III слоя. В зрительной зоне содержание белков от I до V слоя было одинаковым, затем отмечалось их резкое снижение. Содержание липидов увеличивалось от VI слоя до белого вещества.

Содержание фосфора, креатинфосфата и аденозинтрифосфата в зрительной, соматосенсорной, двигательной и слуховой зонах коры у крыс, по данным М. Н. Баранова (1958), во внутренних слоях на 30% (7 мг%) выше, чем в наружных слоях; при этом разница между слоями в зрительной зоне выражена в меньшей мере, чем в остальных зонах.

Активность окислительных ферментов в различных слоях коры больших полушарий животных неодинакова. Так, активность сукциндегидрогеназы наиболее высока в слоях III и IV коры больших полушарий крыс и снижается к слоям V и VI. Распределение этого фермента в коре параллельно васкуляризации ее отдельных слоев [Фрид (Friede, 1958)].



Активность цитохромоксидазы в соматосенсорной коре крыс высока в слоях I—V и несколько снижается к слою VI. Зоны наиболее высокой активности отмечаются в слоях III, IIIa, Vб, Vc. Активность фермента в сером веществе больших полушарий почти в 4 раза выше, чем в белом веществе. У человека распределение активности цитохромоксидазы по слоям фронтальной области коры почти такое же, как у крыс в соматосенсорной коре, однако у человека активность в слое III коры выше, чем в слоях I и V. Активность цитохромоксидазы в сером веществе больших полушарий человека в 3—5 раз выше, чем в белом веществе.

Аденозинтрифосфатаза наиболее активна в слоях I, II и особенно в слое III фронтальной области коры человека.

Сходное распределение активности цитохромоксидазы, а также активности других ферментов (аденозинтрифосфатазы, аланилглицилдипептидазы, ацетилхолинэстеразы и др.) в коре крыс и человека позволяет предполагать единую форму организации отдельных слоев коры большого мозга у млекопитающих в отношении метаболических процессов [Поуп и сотрудники; Хесс и Поуп (Hess, Pope, 1960); Поуп, 1960].

По данным Поупа (1959, 1960), основным местом дипептидазной активности является нейронный перикарион. Протеолитическая активность является очень высокой во фронтальной коре человека, где, по-видимому, происходит интенсивный обмен белков. Дипептидазная активность в слое I выше, чем в слоях II—IV. Активность в подкорковых образованиях такая же, как в сером веществе коры, и связана, вероятно, с глиальными клетками. Активность дипептидазы, по-видимому, связана с размерами и числом нервных клеток в отдельных слоях коры.

Таким образом, основные компоненты дыхательной цепи (цитохромоксидаза, сукциндегидрогеназа, дифосфопиридиннуклеотид и др.) сосредоточены преимущественно в слоях III, IIб, IV, Vc, Va коры больших полушарий млекопитающих [Кёлле (Koelle, 1952, 1954); Поуп, 1952, 1949; Жеребцов (Gerebtzoff, 1955) и др.]. С другой стороны, ферменты, обеспечивающие процессы, лежащие в основе осуществления специфической нервной функции, в частности один из ферментов ацетилхолиновой системы — холинэстераза, локализованы в других слоях коры больших полушарий, чем ферменты дыхательной цепи, поставляющие основную энергию для деятельности мозга. Так, по данным Поупа (1959), в коре больших полушарий человека наибольшая активность холинэстеразы обнаруживается в слое I и в местах соединения слоев II, IIa, IIIб, IIIв, Va, Vc. В коре крыс этот фермент наиболее активен в слоях I, IIIa, IIIв, Va, Vв, в которых имеется много миелинсодержащих волокон.

Развитие микробиохимических исследований в последнее десятилетие позволило провести сопоставление химического состава и интенсивности метаболических процессов в отдельных структурных образованиях клеток, равно как и сопоставление отдельных типов клеток мозга, в частности нервных и глиальных. Так, имеются немногочисленные данные, касающиеся интенсивности гликолитических и окислительных процессов в телах нейронов, дендритах и их разветвлениях в коре больших полушарий.



Цитохимические исследования Поупа и Хесс и др. показали особенности распределения структурных компонентов и метаболических систем в различных частях нейрона. По их данным, 35% тела нейрона (цитоплазма и ядро) составляют твердые вещества, которые включают липиды (20—25%), белки (70%), нуклеиновые кислоты (3—5%) и другие твердые вещества (метаболиты, электролиты и следы металлов — 3—5%).

Большинство интранейрональных липидов являются по своей химической структуре либо фосфолипидами (глицерофосфатиды, ацетальфосфатиды и фосфоинозитиды), либо ганглиозидами. Ядра нейронов и остальное тело клетки имеют одинаковую концентрацию липидов.

Ядро нейронов также содержит дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК), а в ядрышке в большой концентрации пентозонуклеиновую кислоту (ПНК-белок).

Цитоплазма, образующая перикарион, в  $1\frac{1}{2}$  раза плотнее ядра; 25% ее сухого веса составляют фосфолипиды. От 25 до 33% белка цитоплазмы связано с нуклеиновыми кислотами, образуя макромолекулы ПНК-белка. Все эти биохимические структуры сосредоточены в плотной зоне вокруг ядерной мембраны и между нисслевскими тельцами.

Дендритные разветвления нейрона, по-видимому, содержат те же вещества, что и тело клетки, но общее содержание твердых веществ на единицу объема в них значительно меньше. Небольшие по размеру и менее многочисленные нисслевские тельца характеризуются более низкой концентрации ПНК-белка. Митохондрий в дендритах также меньше, чем в перикарионе. Однако они в большом количестве имеются в аксонных окончаниях клеток центральной нервной системы. Содержание твердых веществ в аксоплазме меньше, чем в теле клетки.

Поуп и Хесс отмечают, что синтез и распад белка в телах нервных клеток проходит быстро, вызывая активность ядрышковой, ядерной мембран и нисслевских телец.

Многочисленные исследования показали, что метаболическими центрами, поставляющими энергию в клетке, являются специфические гранулы — митохондрии. В них находятся основные окислительные ферменты: 1) цитохромоксидаза [Шнейдер и Хогсбум (Schneider, Hogboom, 1951); Броди и Бейн (Brody, Bain, 1952); Маринеску, 1920; Поуп и сотрудники, 1954, 1957; Лоури и сотрудники (Lowry, 1955, 1957)]; 2) сукциндегидрогеназа, составляющая 75% всей активности ткани [Аббод и сотрудники (Abbod, 1952); Альридж и Джонсон (Aldridge, Jonson, 1959) и др.]; 3) другие ферменты цепи, переносящей водород и электроны; 4) ферменты цикла Кребса и некоторых других энергетических циклов. Содержание белков в митохондриях также выше, чем в других фракциях клеток нервной ткани (А.В. Палладин, 1960; Лоури и сотрудники, 1954).

Биохимические особенности различных типов митохондрий не изучены, так как искусственно выделенные митохондрии из мозга являются гетерогенной смесью, состоящей из митохондрий нервных и глиальных клеток, которые чрезвычайно трудно отделить друг от друга. Однако имеются некоторые указания на биохимическую неравноценность митохондрий из отдельных частей мозга разных видов животных.



Аббод, Джерерд, Бенкс и Чирги (Abbod, Gerard, Banks, Tschirge, 1952) нашли, что митохондрии, выделенные из серого вещества мозга, содержат больше азота и фосфолипидов, чем митохондрии, выделенные из белого вещества. Активность окислительных ферментов в митохондриях из серого вещества выше, чем в митохондриях из белого вещества.

Вейнер (Weiner, 1960), сравнивая активность сукциноксидазной системы и моноаминоксидазы в митохондриях нервных клеток собак и быков, пришел к заключению о неравноценности митохондрий из разных частей мозга. Оба фермента имеют основную локализацию в митохондриях, однако сукциноксидаза оказалась наиболее активной в митохондриях, выделенных из коры больших полушарий и мозжечка, а моноаминоксидаза — в митохондриях, выделенных из таламуса и гипоталамуса. Соотношения между активностью этих двух ферментов в каждом из исследованных отделов мозга были неодинаковыми. Осталось, однако, невыясненным, находятся ли эти ферменты в разных митохондриях или в последних содержится определенное количество каждого из ферментов, которое неодинаково в различных областях мозга.

Предполагается, что ферменты цикла трикарбоновых кислот, цитохромоксидаза, фумараза и дегидрогеназа глутаминовой кислоты локализованы в митохондриях клеточных тел, в то время как аденозинтрифосфатаза связана с митохондриями дендритов.

Альберс (Albers, 1960) считает, что гамма-аминомасляная кислота и ферменты, связанные с ее метаболизмом, сосредоточены в пресинаптических митохондриях.

Все эти данные свидетельствуют о наличии определенной химиоархитектоники различных микроструктур нервной ткани, что в значительной мере обуславливает неравноценность метаболической активности отдельных частей нервных клеток.

По мнению многих исследователей, процессы обмена в теле нервной клетки и отростках имеют разную интенсивность. Так, Лоури, Робертс, Ва и Ферр (Lowry, Roberts, Wu, Farr, 1954) показали, что наибольшая часть окислительного метаболизма головного мозга происходит в дендритах.

Диксон (1953) указывает, что в дендритных разветвлениях пирамидных клеток коры наблюдается большая интенсивность гликолиза, чем в аксоне и других элементах нейрона. В поверхностных слоях коры мозга кролика гликолиз активнее, чем в глубоких.

В отношении значения отдельных типов клеток в суммарном метаболизме нервной ткани мнения не совпадают. Многие исследователи [Лоури, 1954; Джерерд (Gerard, 1955) и др.] считают, что основная масса метаболической активности нервной ткани обусловлена нейронами и что другие типы клеток, в частности глиальные, обнаруживают меньшую энергетическую активность.

По данным Эллиот и Хеллер (Elliot, Heller, 1957), 85% дыхания коры кошек происходит при помощи нейронов, у собак ими осуществляется 83% дыхания коры, у человека — 66—71%. Эти авторы также отметили, что процессы дыхания в нейронах коры интенсивнее, чем в нейронах мозжечка, что, по-видимому, обусловлено меньшими размерами последних.

Кори и Орхен (Korey, Orchen, 1959) показали, что дыхательная активность нейрона ( $140 \cdot 10^{-6}$  мл кислорода за 1 час) значительно



выше, чем дыхательная активность глиальной клетки ( $12,5 \cdot 10^{-6}$  мл кислорода за 1 час).

Однако другие исследователи считают, что некоторые типы глиальных клеток метаболически активны и вносят значительную долю в энергетический баланс нервной ткани.

Установлено, что глиальные клетки мозга осуществляют специальные функции обмена. Из изолированной глиии белого вещества выделены жирные кислоты и фосфолипиды, которые связаны с обменными процессами, происходящими в олигодендроцитах белого вещества. В основных отростках астроцитов имеются структуры, в которых предполагается наличие волокнистого белка типа склеропротейна (коллагена). В последнее время появились сообщения, что в клетках глиии также осуществляется активный окислительный обмен веществ. Так, Джерерд (1955) показал, что метаболическая активность митохондрий, полученных из белого вещества мозга, в основном состоящего из глиальных клеток, только на  $\frac{1}{3}$  ниже активности митохондрий, выделенных из серого вещества, состоящего из нейронов и глиальных клеток.

Вульфграм, Роз (Wolfgram, Rose, 1959) гистохимическими методами обнаружили в белом веществе мозга крыс и кошек сукциндегидрогеназу, маликодегидрогеназу, дегидрогеназу молочной кислоты и альфа-глицерофосфатдегидрогеназу. Эти ферменты локализованы преимущественно в цитоплазме олигодендроцитов, астроцитов и макроглиии, совпадая с локализацией перинуклеарных митохондрий, и показывают способность глиии к окислительному обмену. Фрид (1961) полагает, что из всех типов клеток глиии метаболически наиболее активными являются олигодендроглиальные клетки, наименее активны — астроциты.

Исследования ферментов нормального мозга и глиом мозга человека показали, что окислительные процессы в астроцитах осуществляются в очень небольшом объеме, а значительное потребление кислорода белым веществом мозга, вероятно, обусловлено большим окислительным обменом в олигодендроцитах. В митохондриях глиальных клеток имеются окислительные ферменты. Отмечающаяся более высокая активность дегидрогеназы глюкозо-6-фосфата в белом веществе, чем в сером, дает право высказать гипотезу, что в олигодендроцитах в основном происходит деградация глюкозы.

Хиден (1943), производя исследования на изолированных спинальных ганглиях, определил активность дыхательных энзимов на единицу объема олигодендроглиальных клеток: она превышала таковую в нейронах этой структуры, в частности по активности цитохромоксидазы в 2 раза, по активности сукциндегидрогеназы в 7 раз. Хиден считает, что расхождение его результатов с данными исследования Лоури и сотрудников объясняется тем, что последние не рассчитывали активность дыхательных энзимов на объем глиальных клеток. Отношение активности фермента к объему у глиальных клеток больше, чем у нейронов.

В глиальных клетках мозга было обнаружено наличие обмена липидов и псевдохолинэстеразы. Гамбергер (Hamberger, 1961) сравнивал окислительную активность отдельных нейронов и глиальных клеток латерального вестибулярного ядра Дейтерса кролика. Согласно результатам его исследования, нейроны этого образования в процессе дыхания утилизируют преимущественно глутамат, в то время как глиальные клетки — сукцинат и пироват. По-видимому, в зависимости от мета-



болизирующегося субстрата интенсивность поглощения кислорода может быть выше в нейроне (субстрат глутамат; отношение дыхания нейрона к дыханию глии — 3,7) или к глиальной клетке [субстрат сукцинат (пируват)]; отношение дыхания нейрона к дыханию глиальной клетки — 0,5].

Насколько такая «субстратная специфичность» имеет место в отношении нейронов и глиальных клеток других уровней мозга, в частности коры больших полушарий, неизвестно. Следует думать, что роль дыхательной активности разных типов глиальных клеток в суммарной дыхательной активности ткани разных мозговых образований является неодинаковой. О такой возможности свидетельствуют и данные о преимущественной локализации отдельных биологических веществ в сером или белом веществе мозга. Так, по данным Тоуэра (1960), трансаминаза (фермент метаболизма гамма-аминомасляной кислоты) сосредоточена в сером веществе нейронных областей мозга и ассоциируется с нейронами. Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, по данным Лоури (1955), наоборот, в белом веществе активнее, чем в сером. По мнению Поупа (1958), глия (олигодендроциты) характеризуется относительно высокой активностью гексозо-монофосфатного шунта, в то время как окисление глюкозы через гликолитический и трикарбоновый циклы в ней относительно низкое. Гамбергер (1961) высказывает другую точку зрения, полагая, что цикл трикарбоновых кислот в глиальных клетках более эффективен, чем в нейронах, в которых, по-видимому, большее значение имеют другие метаболические циклы.

В последнее время довольно широкое развитие получили гистохимические методы исследования нервной ткани. Эти методы позволяют выявить точную локализацию отдельных биологически активных веществ в микроструктурах нервной ткани. Точность этих методов особенно усилилась с применением электронной микроскопии гистохимически окрашенных срезов нервной ткани. Однако существующие в настоящее время гистохимические методы еще мало пригодны для выявления количества веществ в микроструктурах и интенсивности реакций в них: данные в этом отношении сугубо относительные.

Гистохимические исследования последних лет показали, что нейроны разных отделов центральной нервной системы отличаются по локализации и содержанию белков, тиоловых соединений белковой природы, рибонуклеиновых кислот, окислительных ферментов и т. д. (А. А. Жирнова, 1955; Л. Б. Левинсон и Р. А. Тохтамысова, 1956; Л. Б. Левинсон и М. И. Лейкина, 1956; В. И. Красильникова, 1958; М. Абдуллаходжаева, 1960; Фрид, 1959, и др.).

В. В. Португалов (1959), М. С. Абдуллаходжаева (1960), Л. М. Герштейн (1958), А. М. Амченкова (1958), М. М. Буснюк (1962), Е. И. Ильина-Какуева (1962) и др. изучали гистохимические особенности отдельных анализаторных систем у животных в филогенезе. По данным В. В. Португалова (1959) и сотрудников, различные отделы кожного и двигательного анализаторов у кролика и кошки, отличающиеся друг от друга по функциональному значению, морфологическому строению и биохимическим свойствам, имеют неодинаковое распределение и содержание белков и активных групп белковой природы. Так, например, более интенсивная реакция на белки (определяемая по реакции Даниэлли на аминокислоты — гистидин, тирозин и триптофан) и активные группы белковой природы наблюдается при исследовании клеток передних



рогов спинного мозга и двигательных ядер продолговатого мозга, а также клеток спинальных ганглиев. Клетки коркового конца двигательного анализатора характеризуются наименьшей концентрацией этих белковых веществ. Клетки задних рогов спинного мозга, ядер Голля и Бурдаха, латерального и вентрального ядер зрительного бугра занимают средние величины по концентрации этих веществ. Авторы пришли к важному заключению, что в образованиях мозга с наиболее дифференцированными нейронами, в частности двигательной зоне коры, наиболее резко выявляется гетерогенность в тонком распределении белковых веществ, чем в телах менее дифференцированных нейронов (спинной мозг и межпозвоночные узлы).

Они установили, что у разного типа нейронов и дендритов выявляются гистохимические отличия, имеющие определенную топографию, выраженность которой проявляется ярче по мере усложнения дифференцировки функций и структур анализатора.

Авторы подчеркивают, что существует определенная корреляция между степенью дифференцировки нейронов и распределением белковых веществ. В системе двигательного анализатора содержание белковых веществ в теле нервной клетки уменьшается в направлении от спинальных ганглиев и спинного мозга к коре больших полушарий. Одновременно наблюдается изменение соотношения между количеством белков в теле нейрона и в «межклеточных» структурах. Содержание белков в межклеточном веществе изменяется в обратном направлении: от наибольшей концентрации белков в межклеточном веществе двигательной коры и к наименьшей — в межклеточном веществе спинного мозга и спинальных ганглиев.

В. В. Португалов и В. А. Яковлев (1958) изучали также распределение ферментов в макроскопических образованиях мозга. Метод химио-архитектоники в сочетании с микрофотометрическим распределением препаратов мозга дал авторам возможность произвести количественную и качественную оценку активности ферментов, локализованных в различных образованиях мозга, отличающихся друг от друга своими функциональными особенностями. При изучении фронтальных срезов мозга кошек авторами было установлено, что наибольшая активность холинэстеразы отмечается в области холмов, в центральном сером веществе, черной субстанции, ядрах моста, аммоновом роге, несколько меньшая ее активность была обнаружена в красных ядрах. Минимальная активность ферментов характерна для проводящих путей (белое вещество).

По данным Кёлле (1954, 1955), М. Лебедевой (1952) и др., холинэстераза связана с оболочками клеток и ядер. У крыс она найдена в мотонейронах передних рогов спинного мозга, в ядрах двигательных черепно-мозговых нервов, в нейронах боковых рогов спинного мозга, в нейронах хвостатого ядра, в афферентных нейронах таламуса. В средней концентрации холинэстераза выявлена в нейронах сетевидной формации, во вторичных афферентных нейронах ядер Голля и Бурдаха. Очень мало фермента в нейронах мозжечка и двигательной области коры.

Сопоставление локализации и уровней активности (по материалам цитометрии) сукциноксидазной системы и ДПН-диафоразы в двигательной (поле 4) и зрительной (поле 17) зоне коры у ежа, кролика, собаки и обезьяны было проведено М. М. Буснюк (1962). В этом гистохимическом исследовании автором обнаружено отличие между верхними



и нижними слоями коры по активности сукциноксидазы и ДПН-диафразы. В нижних слоях коры эти компоненты были сосредоточены в основном в нейронах, тогда как в верхних слоях они обнаруживались не только в телах нейронов, но и вне тел, по-видимому, в богато ветвящейся сети дендритов. Наибольшая относительная активность сукциноксидазной системы наблюдалась в телах гигантских пирамид Беца слоя V и крупных пирамидах слоя III двигательной коры. В дендритах этих нейронов активность ниже, чем в телах, и она уменьшается по мере удаления отростков от тела клетки. При этом в вершечных дендритах активность несколько выше, чем в базальных. В ядрах нейронов и в аксонах сукциноксидазная система не выявляется. Существенно, что у животных, стоящих на более низкой ступени развития (еж, кролик), разница между отдельными верхними слоями коры невелика, тогда как у более высокоорганизованных животных, особенно у обезьяны, слой III двигательной зоны коры резко выделяется более высокой активностью сукциноксидазной системы.

Нижние слои коры характеризуются меньшей активностью сукциноксидазной системы. Отчетливо заметно снижение активности в направлении к белому веществу больших полушарий.

Наряду со сходством в характере распределения сукциноксидазной системы в пределах двигательной коры у всех изученных видов выявляется, что у животных с более высокоразвитой нервной системой (собака, обезьяна) общий уровень активности окислительных ферментов ниже, чем у животных с менее высокоорганизованной нервной системой.

В зрительной коре всех изученных видов животных характер распределения сукциноксидазной системы в основном такой же, как в двигательной. Наибольшая активность обнаружена в телах солитарных пирамид Мейнерта слоя V и крупных звездчатых клеток Кохаля слоя IV (или в аналогичных им клетках более низкоорганизованных животных).

Уровень активности сукциноксидазной системы в зрительной коре несколько выше, чем в двигательной. В зрительной коре животных, стоящих на более высокой ступени развития, общий уровень активности ферментной системы ниже по сравнению с менее высокоорганизованными животными.

Все отмеченные закономерности в отношении распределения активности сукциноксидазы в отдельных микроструктурах двигательной и зрительной коры сохраняют свое значение и для распределения ДПН-диафразы. Однако общий уровень активности последней в одноименных структурах коры всех изученных видов животных является более высоким, чем уровень активности сукциноксидазной системы.

По данным М. М. Буснюк (1962), распределение кислой фосфатазы имеет свои особенности. Локализация ее и уровень активности в разных структурах коры у каждого вида животного, а также в одноименных структурах коры у разных видов животных почти одинаковы. Можно только отметить некоторую связь между величиной нейрона и активностью кислой фосфатазы. Как правило, у более крупных нейронов двигательной и зрительной коры активность фермента выше, чем у мелких нейронов.

Сопоставление локализации сукциноксидазной системы в нижележащих мозговых образованиях (латеральное ядро переднего рога спин-



ного мозга, ядро подъязычного нерва, спинальные узлы, а также некоторые ретикулярные ядра продолговатого мозга) у ежа, крысы, кошки и обезьяны (Е. И. Ильина-Какуева, 1962) также позволило отметить определенные изменения в распределении ферментной активности у животных по мере усложнения нервной системы. Отмечено увеличение относительной активности сукциноксидазной системы в межклеточных структурах исследуемых мозговых образований по сравнению с активностью этой ферментной системы в телах нейронов. Как в ядрах ретикулярной формации, так и в ядрах, выполняющих специфическую функцию, активность сукциноксидазной системы у животных с более высокоорганизованной нервной системой ниже, чем у животных с менее высокоорганизованной нервной системой.

Распределение активности ДПН-диафразы в перечисленных выше специфических и ретикулярных ядрах почти полностью совпадает с распределением в них активности сукциноксидазной системы. Однако уровень активности последней несколько выше, чем уровень активности ДПН-диафразы.

Сопоставление данных М. М. Буснюк (1962) с данными Е. И. Ильиной-Какуевой (1962) позволяет отметить, что в коре больших полушарий относительная активность ДПН-диафразы по сравнению с активностью сукциноксидазной системы выше, чем в нижележащих мозговых образованиях, в частности в латеральных ядрах переднего рога и спинальных узлах. Этот факт, по-видимому, можно рассматривать как показатель разного значения отдельных компонентов (или ветвей) дыхательной цепи в окислительном метаболизме разных мозговых образований.

Фрид (1959, 1960, 1961) при помощи гистохимических методов исследовал активность сукциндегидрогеназы в разных отделах мозга морских свинок, стараясь установить связь между активностью этого фермента и васкуляризацией, клеточной статистикой того или иного отдела мозгового вещества. В последней публикации Фрид (1961) приводит сведения о топографии этого фермента в таламусе, сопоставляя его распространение с функциональной анатомией этого образования. Он считает, что превалирование активности сукциндегидрогеназы в перикарии над активностью в невропиле характерно для образований, участвующих в эффекторных функциях. Превалирование активности сукциндегидрогеназы в невропиле по сравнению с перикарием указывает, что мозговое образование является субстратом рецепторной, ассоциативной или интегративной функции. Этот принцип, по мнению автора, распространяется на кору, таламус, лентиформные ядра и на некоторые ядра ствола мозга.

Приведенные сравнительно-гистохимические данные о наличии закономерного распределения окислительных ферментов и ферментов других циклов обмена, в частности ацетилхолинового, в микроструктурах отдельных образований мозга в основном подтверждают полученные в этом отношении данные микробиохимического анализа и могут свидетельствовать об определенных отличиях по интенсивности окислительно-восстановительных процессов в различных образованиях мозга. Они также подтверждают, что каждое структурное образование мозга в зависимости от функциональных особенностей имеет свой определенный уровень ферментативных процессов и, следовательно, на основании по-



следнего можно в некоторой степени судить о функциональном состоянии того или другого структурного элемента ткани.

Наиболее важные данные о соотношении функции и биохимических процессов отдельных микроструктур мозга могли бы дать эксперименты. Однако сведения об изменении химизма микроструктур мозга в процессе эксперимента крайне малочисленны.

Хиден и сотрудники (Hyden, Pigon, 1960, 1961) изучали в процессе функциональной активности нервной ткани взаимосвязи обмена веществ нейронов и клеток глии. Согласно данным этих исследований, у кроликов в результате вестибулярной стимуляции (по 25 минут ежедневно в течение 7 дней) в нейронах ядра Дейтерса происходит значительное повышение концентрации рибонуклеиновой кислоты, белков и активности окислительных ферментов (цитохромоксидазы и сукциндегидрогеназы).

Одновременно наблюдается снижение концентрации рибонуклеиновой кислоты и активности ферментов в олигодендроглии, окружающей нейрон.

При интенсивной мышечной работе, по данным Хидена, в цитоплазме клеток передних рогов спинного мозга уменьшается содержание белков и рибонуклеиновой кислоты. На основании собственных экспериментальных данных Хиден высказывает предположение о том, что нейроны и олигодендроглиальные клетки составляют единую функциональную систему. Возможно, при этом глия оказывает влияние на индукцию ферментов и регуляцию синтеза полинуклеотидов в нейронах.

А. Я. Винников и сотрудники (1960) нашли, что на ранних этапах адекватного раздражения митохондрии первочувствительных клеток фоторецепторов и второчувствительных волосковых клеток лабиринта и боковой линии характеризуются повышенной активностью сукциндегидрогеназы: при этом митохондрии набухают и перераспределяются в цитоплазме. На поздних этапах адекватного раздражения активность сукциндегидрогеназы в митохондриях снижается.

Известно, что изучение патологических состояний организма способствует анализу функционального значения отдельных образований мозга. Так, например, Диксон (1953), изучал гликолитические и окислительные процессы клеточных элементов мозга при апоплексии. Он пришел к заключению, что наблюдающееся при этом заболевании образование так называемых лакун в веществе коры, по-видимому, зависит от нарушения доставки сахара дендритам и их разветвлениям.

Клеточные тела и их ядра, обладая, по-видимому, меньшей скоростью обменных процессов, не разрушаются, так как более стойки к этим нарушениям.

На основании этих исследований Диксон приходит к выводу, что дендриты — это элементы коры с наиболее высокой гликолитической активностью, в связи с чем они наиболее чувствительны к явлениям ишемии мозга.

Интересные данные о чувствительности обмена дендритов приводит Пурпура (1957), который, анализируя тормозное действие диэтил-



амина лизергиновой кислоты на дендритную активность, показал, что дендриты, являясь синаптически возбудимыми, не могут активизироваться при прямой электрической стимуляции или при антидромном распространении возбуждений от клеточных тел.

Современные биохимические и гистохимические исследования расширяют комплексность экспериментальных и клинических исследований по установлению развития взаимосвязи между структурными функциями мозга. При изучении биохимических процессов в клеточных элементах мозговой ткани, а также обсуждении результатов таких исследований надо помнить, что переоценка значения последних может привести к тем же последствиям, которые наблюдались при переоценке клетки в деятельности организма (возникновение концепции «организм — государство отдельных клеток» и вирховской патологии).

СОВРЕ  
ЛОКАЛ  
В ГОЛ

тральной  
атров. С  
сложных  
Достиже  
ются фи  
агностич  
ходимое  
леваний  
в коре г  
Бр  
при так  
и письме  
мозга пр  
Хор  
(Jackson)  
ции зрен  
Бол  
надлежит  
вания рус  
Гитцига  
кролика  
кролика и  
субстрата  
перимента  
нения ло  
Ферье (Fe  
центрально  
Шеррингто



## СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ЛОКАЛИЗАЦИИ ФУНКЦИЙ В ГОЛОВНОМ МОЗГУ

Проблема локализации функций в высших отделах центральной нервной системы всегда интересовала невропатологов и психиатров. Она отражает уровень развития теоретических представлений о сложных процессах мозговой деятельности и клинической практики. Достижения в изучении локализации функций в головном мозгу являются физиологической основой клинической семиотики и топической диагностики. Правильный и своевременный диагноз заболевания — необходимое условие лечения и профилактики нервных и психических заболеваний. Именно поэтому первые исследования по локализации функций в коре головного мозга были сделаны клиницистами.

Брока (Broca) определил место поражения коры головного мозга при так называемой моторной афазии (нарушение экспрессивной устной и письменной речи), а Вернике (Wernicke) — область поражения коры мозга при нарушении понимания устной и письменной речи.

Хорошо известны клинические наблюдения Шарко, Джексона (Jackson), В. М. Бехтерева, посвященные изучению локализации функций зрения, чувствительных, двигательных и слуховых функций и др.

Большая роль в разработке проблемы локализации функций принадлежит физиологическому эксперименту. Экспериментальные исследования русского ученого А. И. Тышицкого на мозгу лягушки, Фрича и Гитцига (Fritsh, Hitzig) на мозгу собаки, И. Р. Тарханова на мозгу кролика и морской свинки, И. Р. Пастернацкого на мозгу кошки, кролика и собаки убедительно показали функциональную неоднородность субстрата серого вещества головного мозга. В дальнейшем развитие экспериментально-физиологических исследований шло в направлении уточнения локализаций функций; электрофизиологические исследования Ферье (Ferrier) установили определенные возбудимые точки в передней центральной извилине у макаки; подобные же исследования проводились Шеррингтоном и Грюнбаумом (Grunbaum) на шимпанзе, горилле.



При экспериментально-физиологических опытах уделялось большое внимание сопоставлению и установлению связи между функциями и морфологическими особенностями мозга. В этом отношении должны быть отмечены экспериментальные исследования С. Фогт и О. Фогт, которые утверждали, что отдельные архитектурные образования (области, поля) отличаются функциональными особенностями. С. Фогт и О. Фогт на живом церкопитеке путем раздражения определяли границы двигательной области и делали надрезы по ходу этих границ. Авторы достигли весьма интересных результатов, составили карту коры мозга церкопитека, на которой были установлены архитектурные поля и физиологические эффекты раздражения. Авторы установили, что двигательная функция локализуется не только в области центральной извилины, субстратом этой функции являются поле 4, поля 6а, 6а и 6в, поля 8а, 8 и 8, поля 3а и 3в, 1, 2, поля 5а и 5в, поля 19 и 22.

Эти опыты показали, что моторные функции представлены в разных корковых полях различными компонентами: в поле 4а, 4в и 4с они имеют отношение больше к соматотопически распределенным движениям, в поле 6а к адверзивным движениям и т. д. С самого начала изучения проблемы локализации функции в головном мозгу широко использовался метод экстирпации ее отдельных областей.

И. П. Павлов указывал на недостатки этого метода изучения мозга: при экстирпации наступают значительные нарушения взаимосвязи различных сложных систем мозга, что в известной мере искажает результаты эксперимента.

Указывая на отрицательные стороны метода экстирпации, И. П. Павлов, его ученики и последователи вместе с тем использовали его при разрешении сложных вопросов физиологии и патофизиологии низшей и высшей нервной деятельности, в частности, они изучали изменения условных рефлексов при удалении различных образований мозга. В настоящее время метод экстирпации с известными оговорками применяется и при изучении функционального значения подкорковых образований. Для этого используются стереотаксические приборы в сочетании с методом электроэнцефалографии.

Большие возможности для экспериментального изучения проблемы локализации открыл метод анестезии отдельных корковых образований, предложенный Дюссер де Баренном. Автор также проводил стрихнинизацию отдельных областей коры и подкорковых образований большого мозга низших и высших животных. Этими методами уточнены границы двигательной и чувствительной областей. Было установлено, что последняя имела более широкое распространение, чем предполагалось. К ней относятся, помимо постцентральной и верхней теменной областей, прецентральная область, а также премоторная и нижняя теменная. Различные данные о границах распространения чувствительной сферы Дюссер де Баренн правильно ставил в зависимость от применяемых методов исследования. Он показал, что фарадический ток не является достаточно адекватным раздражителем для чувствительной области коры, стрихнин же дает, по-видимому, более точные результаты исследования.

Этим и объясняется, что такие методы, как электрорадражение, клиническое изучение последствий хирургического вмешательства, стрихнинная нейронография и т. п., используемая при разработке проблемы локализации, дают нередко противоречивые данные. Это следует помнить



при критическом обобщении изучения какой-либо проблемы неврологии. Так, например, известно, что попытки локализовать центры движения путем искусственного раздражения коры не выявляют полностью связей коры с определенными анатомическими структурами. Последние характеризуются индивидуальными особенностями у каждого вида животных и даже у отдельных его индивидуумов. Кроме того, установлено, что структура и характер локализации в значительной степени зависят от характера электрического тока и прежде всего от параметра времени раздражения и т. д. Например, зона пространственной локализации различных движений в моторной области коры животного может изменяться в зависимости от параметров раздражения и глубины наркоза.

Выдающийся физиолог Англии Эдриан на специальной конференции, посвященной проблеме локализации функций (Оксфорд, 1954), справедливо предостерегал «от чрезмерного увлечения далеко идущими выводами по локализации функций, сделанными на основании экспериментов со стимуляцией различных отделов мозговой коры», имея в виду прежде всего моторную область коры и двигательную функцию. Справедлива точка зрения Лидделя (Liddell), что движения, вызванные раздражением коры головного мозга, ни в какой мере не эквивалентны «произвольным движениям» здорового организма. Изучение функций какого-либо субстрата мозга при помощи методов стрихнинной нейронографии, раздражения или разрушения определенной области мозга дает также нередко различные результаты. Пенфилд и Расмуссен (Penfield, Rassmussen) еще в 1950 г., основываясь на наблюдениях, полученных при операциях у людей по поводу разных мозговых заболеваний, при которых приходилось удалять различные участки коры, пришли к выводу о том, что автономные функции имеют очень скудное представительство в передней коре, в частности в орбитальной области. По данным же Фултона (Fulton), полученным на обезьянах, изменения функции вегетативного порядка могут быть легко вызваны стимуляцией током различных областей коры, в частности тех, удаление которых, по Пенфилду и Расмуссену, не приводило к изменению в характере вегетатики.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что указанные методы недостаточны при изучении и выявлении наиболее тонких структурных и функциональных особенностей высших отделов центральной нервной системы. Несомненно, что эти методы недостаточны для установления закономерностей механизмов динамики нервных процессов нейрональных и межнейрональных связей больших полушарий. Наконец, эти факты указывают на исключительное многообразие взаимосвязей структурных образований коры и подкорки, между системами анализаторов. Нужно отметить, что все эти исследования, предоставляя отдельные факты, не вскрывали закономерности сложных взаимоотношений анализа и синтеза мозговых функций и их нарушений, а потому не могли быть основой теории локализации функции головного мозга.

Правильной интерпретации клинических симптомов и синдромов препятствовали и препятствуют воззрения, отрывающие сложные психические процессы от деятельности мозга или сводящие эти сложные процессы к субъективным явлениям и к вульгарно-материалистическим представлениям. Если в начале XIX века особенности человеческой психики связывались с формой мозга и черепа (учение Ф. Галля), во второй половине XIX века — с весом мозга, с богатством его борозд и извилин, то



теперь делаются необоснованные попытки связать особенности психической жизни с различными тонкими структурными образованиями коры больших полушарий. Это есть различные варианты так называемого психоморфологизма — попытки рассматривать сложные психические функции не на основе закономерностей физиологических процессов высших отделов мозга, а на основе механического распределения этих сложных функций по определенным морфологическим структурам.

Представителем психоморфологических представлений в проблеме локализации психических процессов был известный немецкий клиницист Клейст. Он считал, что в отдельных «центрах» мозга можно локализовать такие сложные функции мозга, как «понимание фраз», процессы узнавания чисел, процессы личного, общественного и даже религиозного «я».

Одновременно с психоморфологическим направлением изучения сложных психических функций продолжает существовать другое, противоположное направление в изучении этой проблемы. Сторонники этого направления, исходя из правильного положения о работе мозга как целого, игнорируют или недооценивают большое многообразие различных его частей, сложные механизмы взаимосвязи этих частей, их роль в общих мозговых процессах. Так, например, известный клиницист-невролог Гольдштейн (Goldstein) при рассмотрении локализации нарушений речевой функции, агнозии, аграфии, справедливо подчеркивая роль мозга как целого в их возникновении, недостаточно учитывал участие отдельных морфологических структур высших отделов центральной нервной системы (коры и подкорки) в выработке таких сложных условнорефлекторных механизмов, как речь, письмо и т. д. Таких взглядов придерживаются и некоторые крупные физиологи. Так, например, американский экспериментатор-психолог Лешли, исходя из опытов изучения поведения крыс в сложных условиях лабиринта в норме и после экстирпации различных областей коры и всей коры, пришел к выводу о равнозначности областей коры больших полушарий в поведении животного, т. е. о так называемой эквипотенциальности коры мозга. Эти эксперименты вызвали дискуссию между И. П. Павловым и Лешли. И. П. Павлов подверг острой критике методические приемы в экспериментальной работе Лешли и необоснованность его выводов.

Лешли опубликовал в 1929 г. книгу «Basis neural mechanisms in behavior», в которой утверждал, что рефлексорная теория стала больше препятствием, чем пособником прогресса нейрофизиологии. И. П. Павлов в статье «Ответ физиолога психологам» привел неоспоримые доказательства несостоятельности выводов Лешли. Он писал: «Произвольно не справляясь с физиологией, он всю ее полагает только в структурности, ни одним словом не упоминая о других ее основах». Материал Лешли — это крысы. Лешли пишет: «специфические корковые области и ассоциационные или проекционные тракты несущественны для совершения более сложных функций, которые скорее зависят от тотальной массы нормальной ткани», т. е. получается, что «целый прибор как-то действует отдельно от составляющих его частей»<sup>1</sup>. И. П. Павлов справедливо

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 2. М.—Л., 1951, стр. 173—174.



считает, что Лешли не придерживается принципа детерминизма и не показал, при помощи каких рецепторов крысы решали свои задачи в лабиринте.

Далее И. П. Павлов писал: «Добавочными опытами автора относительно лабиринтной реакции были разные разрезы, подрезывания и перерезки... но это только грубо приблизительные приемы, а никак не решительные. Физиологи хорошо знают, как трудно вполне изолировать органы от нервных связей с целым организмом»<sup>1</sup>. И. П. Павлов подчеркивал, что в нервной системе и особенно в коре, управляющей всем организмом, объединяющей все частные деятельности организма, принцип механической самозащиты, принцип механического иммунитета должен был достигнуть высочайшего совершенства. «Раз мы сейчас не можем претендовать на полное знание всех связей в центральной нервной системе, то все наши опыты с разрезами, перерезками и т. д. по существу являются во многих случаях только отрицательными, т. е. мы не достигаем поставленной цели разъединения потому, что прибор оказывается сложнее, так сказать саморегулированное, чем мы его себе представляем»<sup>2</sup>.

Затем И. П. Павлов останавливается на разборе двух работ Лешли, из которых одна была посвящена исследованиям зрительных навыков на определенную интенсивность освещения (1926). В первой статье Лешли пришел к выводу, что процесс обучения не зависит от места повреждения, а энграмма (мнемонический след) имеет определенную локализацию. И. П. Павлов считает, что в этих опытах условные рефлексy образуются за счет рассеянных элементов и если бы были взяты предметные раздражители, то разницы между местом образования навыка и местом мнемонического следа не было. В работе по удалению двигательной области у обезьян (1924) Лешли пришел к выводу, что двигательный навык не исчез после удаления двигательной области, а потому она не имеет отношения к данному навыку.

Высказывая такое ответственное заявление, он не учел всех обстоятельств эксперимента: 1) двигательная область была не полностью удалена; 2) помимо ядра, в коре имеются еще рассеянные элементы и в связи с этим необходимо было значительно усложнить механическую задачу; 3) автор не ослепил животных. Раздражение на двигательные аппараты, расположенные ниже коры, могли замыкаться и через зрительные корковые волокна (пример: больной спинной сухоткой стоит на одной ноге лишь при открытых глазах).

И. П. Павлов, оценивая эксперименты Лешли, писал: «Общее во всем этом то, что он совершенно не думает об уже известной, а тем более возможной сложности этой конструкции, постоянно предубежденно упрощая ее до самой простой схемы физиологического учебника, которая своей целью имеет только указать на переменную связь раздражения с эффектом — и не больше»<sup>3</sup>.

При историческом рассмотрении этапов развития различных воззрений на проблему локализации функции в головном мозгу следует

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, ч. 2. М.—Л., 1951, стр. 176—177.

<sup>2</sup> Там же, стр. 177.

<sup>3</sup> Там же, стр. 182.



учесть уровень науки, уровень технических возможностей, клинических и экспериментальных исследований.

Во времена, когда еще не знали о тонких морфологических образованиях мозга, когда не были достаточно изучены проводящие пути, их роль в деятельности нервной системы, когда почти отсутствовали сведения о сложной деятельности высших отделов центральной нервной системы, воззрения ученых по проблеме локализации функции в мозгу страдали примитивностью и односторонностью, но и они в свое время сыграли положительную роль.

При современных достижениях морфологических исследований тончайших структурных образований мозга, при подлинно материалистическом и физиологическом учении И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, при новых методах исследований — биоэлектрических, биохимических — приведенные выше примитивные узколокалистические представления и воззрения о так называемой эквипотенциальности мозговой коры становятся уже отсталыми, антинаучными.

Всякая функция организма имеет свое представительство в коре большого мозга, опосредуется определенными структурными элементами в корковых полях и в рассеянных элементах. Однако и в пределах коркового конца анализатора имеется клеточная неоднородность, которой соответствует тонкая функциональная дифференциация данной функции. Так, в работах В. Я. Кряжева и Н. И. Цинда (1955), М. М. Хананашвили (1960) была установлена различная степень и характер локализации зрительных функций в полях 17, 18 и 19 зрительного анализатора. В результате экспериментов с изолированным удалением поля 17 [Тен Кате (Ten Cate, 1940)] или полей 18 и 19 (Лешли, 1955; В. Я. Кряжев и Н. И. Цинда, 1955) и раздражения этих полей во время мозговой операции на людях (Пенфилд и Джаспер, 1958) сделаны выводы о различной степени локализации в этих полях предметного зрения и их участия в восприятии и дальнейшей переработке зрительной информации.

Большое значение для понимания проблемы локализации функции приобретают закономерности формирования коры больших полушарий в процессе филогенеза. Например, у человека филогенетически новые области (лобная, нижняя теменная) развиты особенно сильно, тогда как развитие филогенетически более старых областей сравнительно отстает. В процентном отношении ко всей поверхности полушарий затылочная область коры, связанная с филогенетически более старыми зрительными функциями, занимает у низших обезьян 24%, у высших обезьян 21,5%, а у человека 12% (И. Н. Филимонов). В то же время нижняя теменная область у низших обезьян составляет 0,4%, у высших обезьян — 3,3%, а у человека — 7,7% (Ю. Г. Шевченко). Лобная область у низших обезьян составляет 10%, у высших обезьян — 13,5% и у человека — 24% всей поверхности полушарий мозга (Е. П. Кононова). Эти особенности в развитии отдельных образований мозга указывают на их функциональную неравнозначность, которая является следствием особых условий жизни (особенности среды, труд и т. д.) Они подтверждают положение Ф. Энгельса, высказанное в его классическом труде «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека»: «Сначала труд, а затем вместе с ним членораздельная речь явились двумя самыми главными стимулами, под влиянием которых мозг обезьяны постепенно превратился в чело-



веческий мозг, который, при всем своем сходстве с обезьяньим, далеко превосходит его по величине и совершенству»<sup>1</sup>.

На основании изучения эволюции мозга И. Н. Филимоновым предложена новая классификация формаций коры большого мозга, выявлен ряд закономерностей, характеризующих развитие коры большого мозга в ряду млекопитающих. Эти исследования имеют большое значение при изучении проблемы локализации функций в головном мозгу у различных представителей млекопитающих, так как учитывают их биологические особенности. Они раскрывают ряд функциональных и структурных особенностей коры большого мозга.

Исследования И. Н. Филимонова, Е. П. Кононовой, Л. А. Кукуева, И. А. Станкевич, исходя из закономерностей, установленных на мозге человека, вскрыли ряд особенностей в формировании различных областей коры мозга обезьян, определили сходство и различие их с мозгом человека. Здесь следует вспомнить слова К. Маркса: «Анатомия человека — ключ к анатомии обезьяны. Наоборот, намеки на высшее у низших видов животных могут быть поняты только в том случае, если это высшее уже известно»<sup>2</sup>.

Большое значение для изучения проблемы локализации функции в головном мозгу имеют исследования по онтогенезу мозга.

В литературе опубликовано небольшое количество работ по изучению гистологического строения коры мозга на ранних стадиях онтогенеза. М. Л. Боровский, А. Д. Зурабашвили, Г. З. Левин и др. изучали строение клеточных элементов некоторых корковых областей и полей плодов второй половины внутриутробной жизни. Изучение развития «новой» коры (неокортекса), проводимое в Институте мозга (СССР), выявило ряд закономерностей в формировании коры больших полушарий в процессе индивидуального развития.

Г. И. Поляков подробно исследовал процесс формирования неокортекса человека, начиная от первых этапов образования коры до 7 месяцев внутриутробной жизни. Он пришел к выводу о последовательности закладки отдельных областей коры больших полушарий (рис. 139).

Исследования по филогенезу и онтогенезу показали морфологические закономерности образования отдельных областей коры мозга, мозговых концов анализаторов по И. П. Павлову, формирующихся под влиянием внешней среды в процессе видового и индивидуального развития организма. В эмбриогенезе филогенетически наиболее новые, наиболее сложные в функциональном отношении архитектурные формации развиваются в направлении прогрессивного роста областей, анализа и синтеза сложных процессов. Эти формации осуществляют наиболее тонкие механизмы функций речи и праксиса.

Кроме того, исследования советских ученых установили многообразие возможных вариаций архитектурных полей мозга человека (И. Н. Филимонов, С. А. Саркисов, Е. П. Кононова, М. О. Гуревич, Г. И. Поляков, Н. С. Преображенская, Л. А. Кукуев, И. А. Станкевич, В. М. Минаева, Н. И. Цинда и др.).

До этих исследований в нейроморфологии были распространены схематические архитектурные карты мозга Бродмана, Экономо и

<sup>1</sup> Ф. Э н г е л ь с. Диалектика природы. Госполитиздат, 1955, стр. 135.

<sup>2</sup> К. М а р к с. К критике политической экономии. М., 1953, стр. 219.

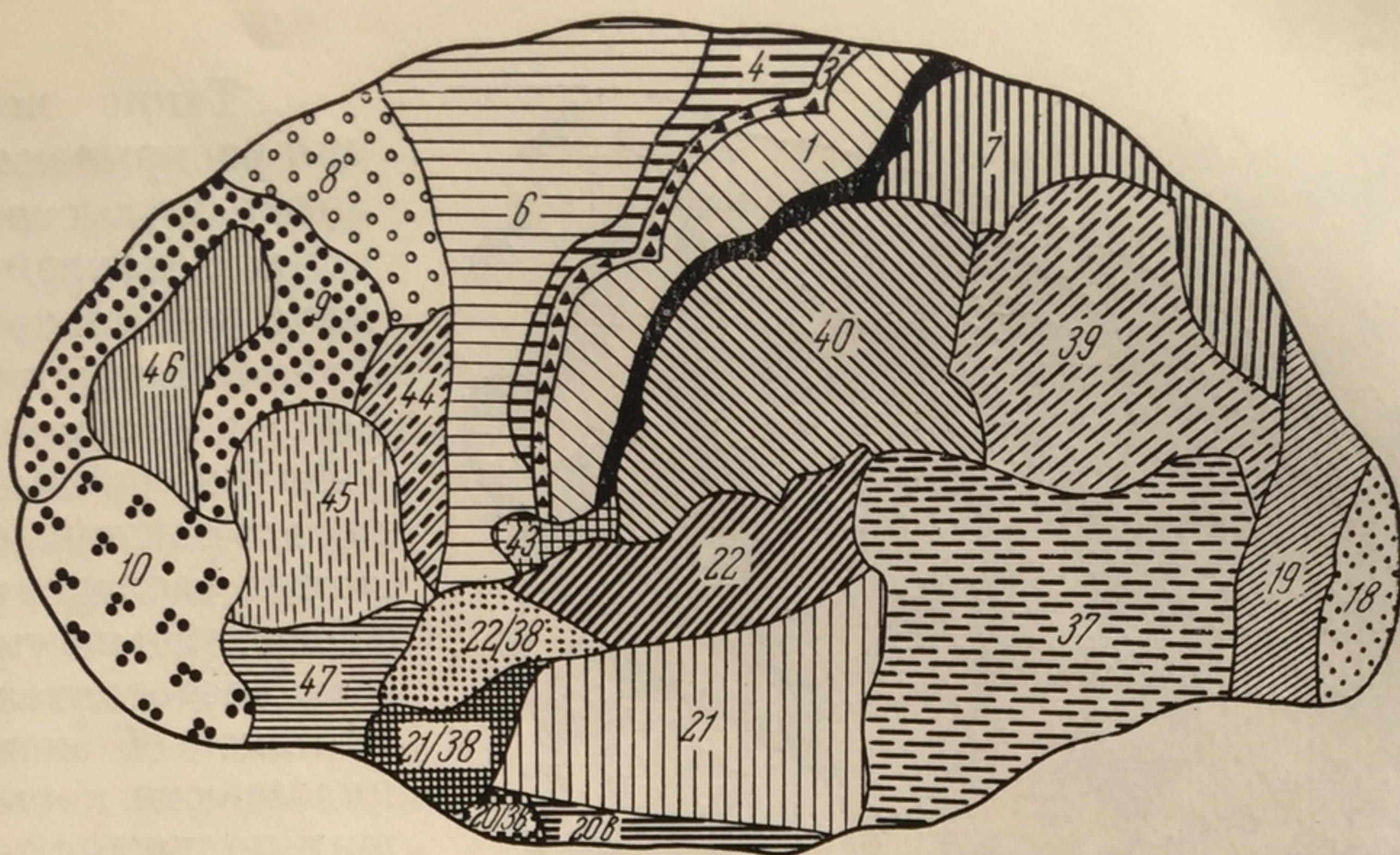


[illegible]

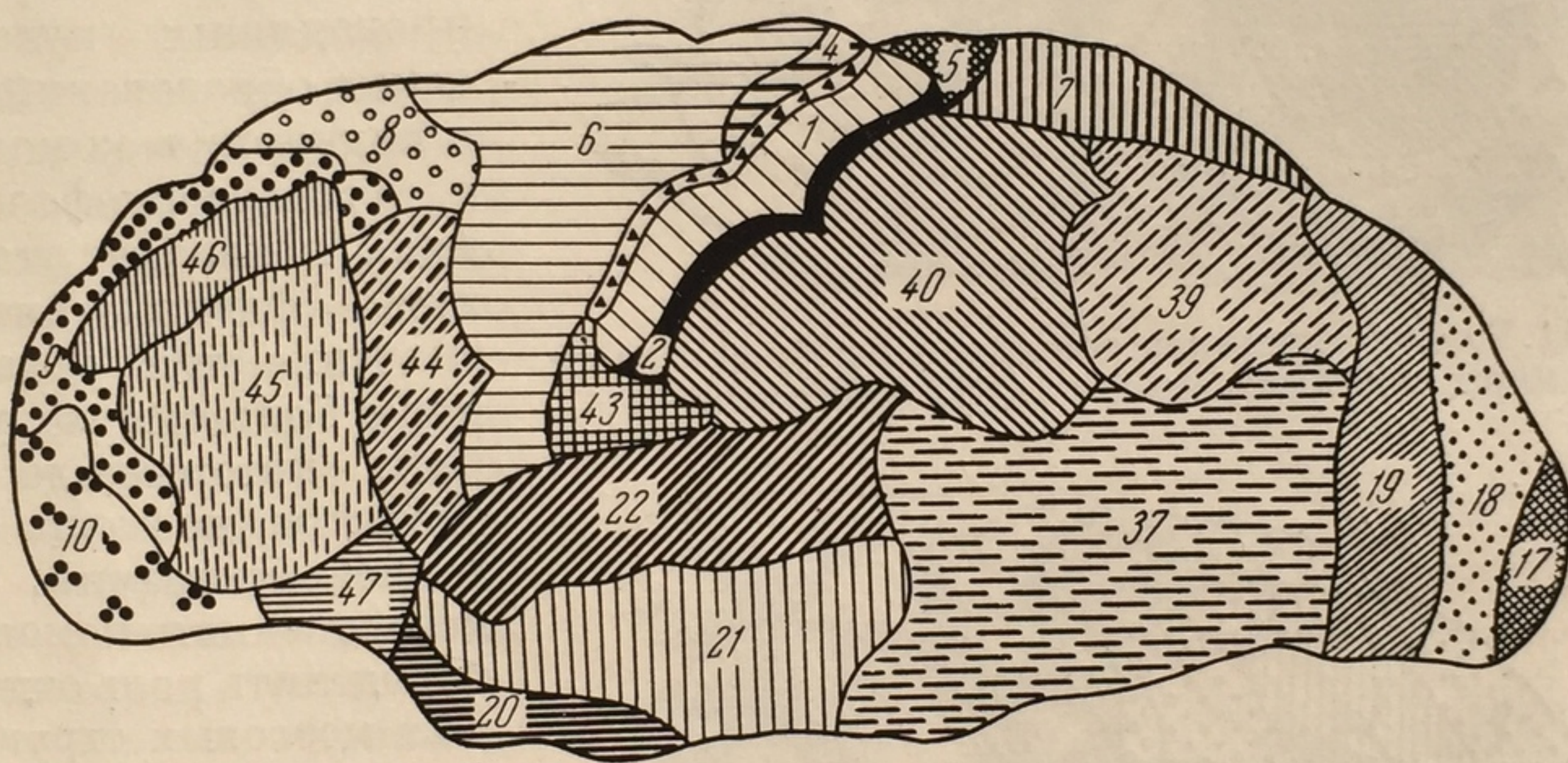
шей нервной деятельности. Эти исследования, устанавливающие количественные и качественные особенности цитоархитектонических полей и их переходов и границ, должны учитываться при оперативных вмешательствах на головном мозгу (рис. 141).

Описано множество вариаций корковых концов анализаторов в зависимости от возраста, что должно учитываться при рассмотрении индивидуальных особенностей нервной системы и в особенности при изучении локализации функции в высших отделах центральной нервной системы (рис. 142—147).

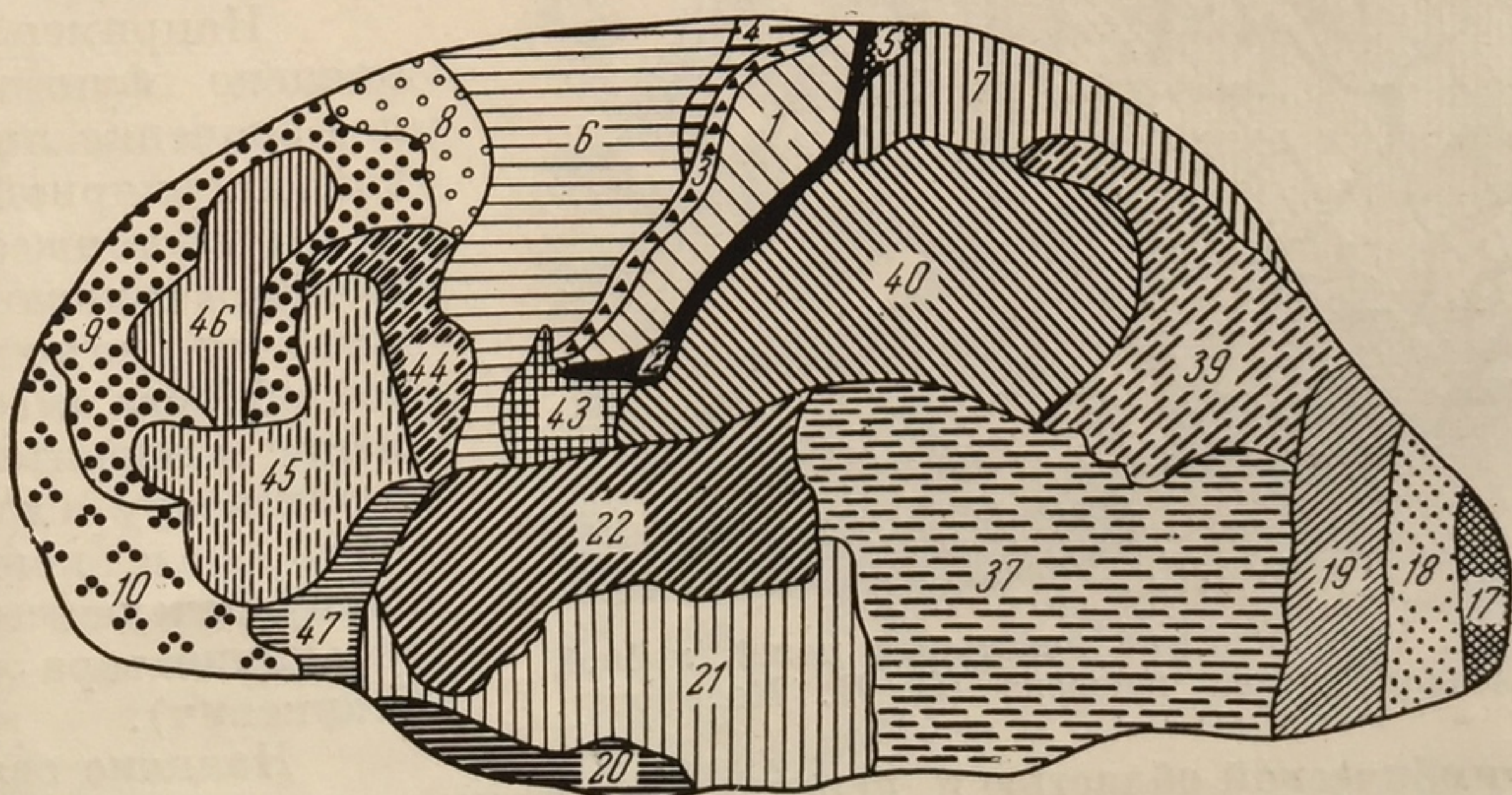




A



B



B

Рис. 140. Вариабильность цитоархитектонических полей коры мозга человека. Наружные поверхности (из Института мозга).







энцефалографические исследования функции лимбической области [Смит, 1945; Уорд (Ward, 1948); Кремер, 1947; Леннокс, 1950, и др.] установили участие этой области в регуляции висцеральных функций, особенно в регуляции сердечно-сосудистой системы.

Экспериментальные физиологические и морфологические исследования свидетельствуют о том, что двигательная и лимбическая области коры имеют отношение к интероцептивным системам организма.

Характерной особенностью современного этапа развития науки о мозге является то, что экспериментально-морфологические и клинические исследования позволяют в той или иной степени определять конструкцию и механизмы работы отдельных анализаторов, устанавливать роль и функциональное состояние отдельных структур в мозговых процессах.

Известную положительную роль в выявлении различных точек зрения по проблеме локализации функции в головном мозгу сыграла дискуссия, организованная «Журналом невропатологии и психиатрии» в 1957 г. Она показала, что отдельно некоторые неврологи, изучая проблему локализации в головном мозгу, ограничивают эту задачу рассмотрением вопроса о корковой локализации сложных высших функций. В то же время для современ-

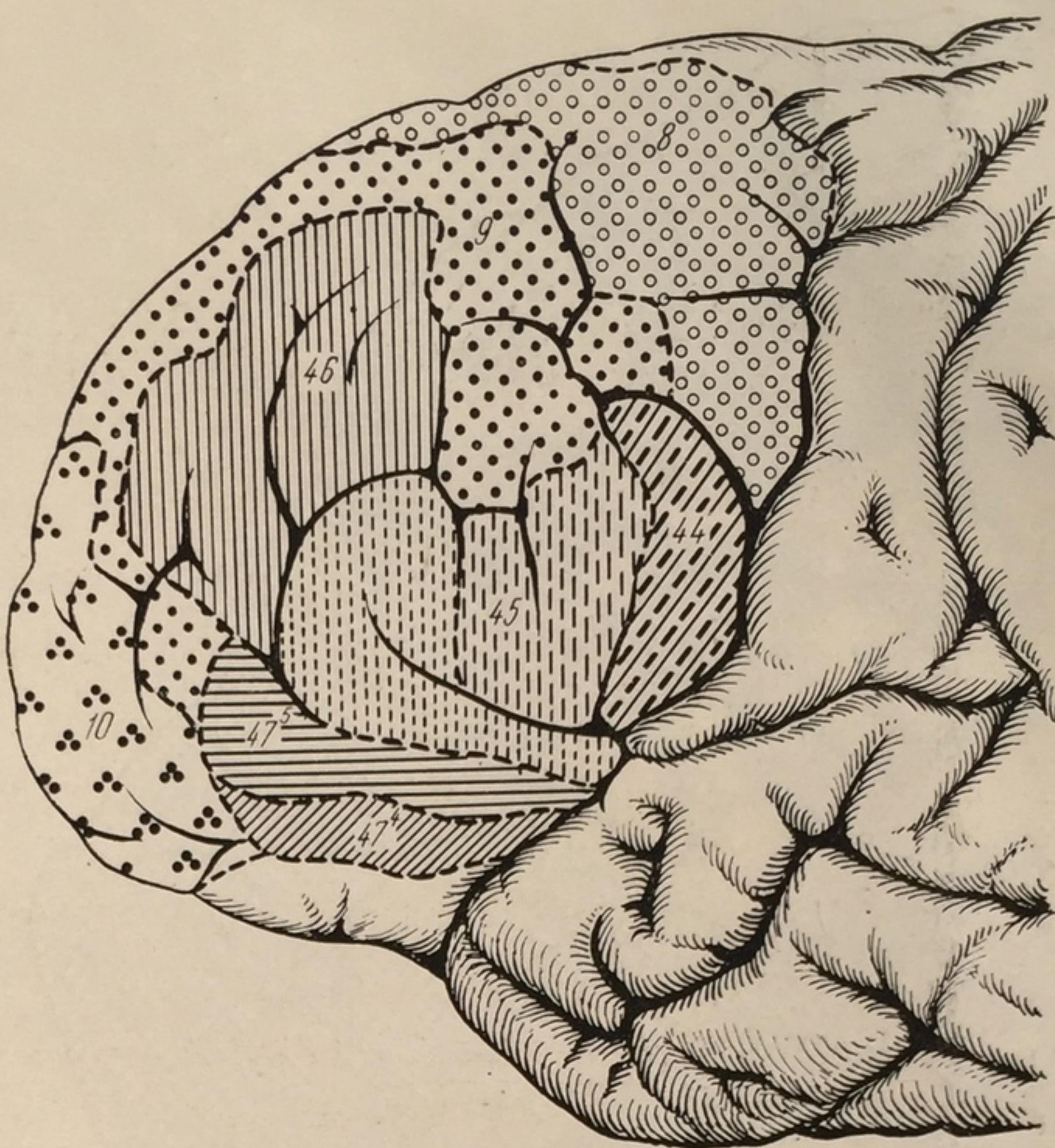


Рис. 143. Расположение некоторых полей лобной области коры мозга человека (Е. П. Кононова).

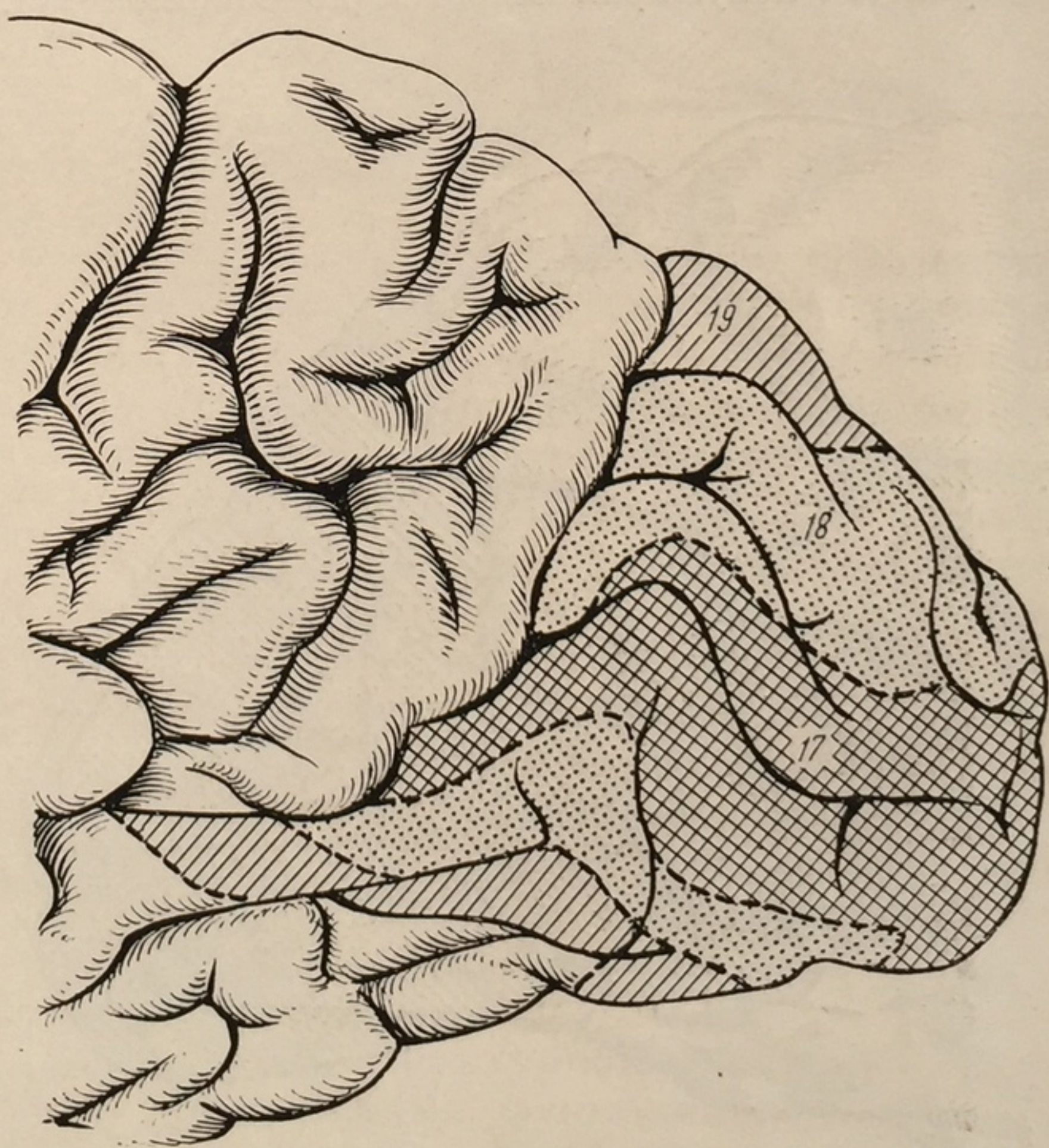


Рис. 144. Обычный тип распределения полей 17, 18 и 19 на медиальной поверхности полушария. Поле 17 — штриховка в клетку; поле 18 — пунктир; поле 19 — косая штриховка (И. Н. Филимонов).



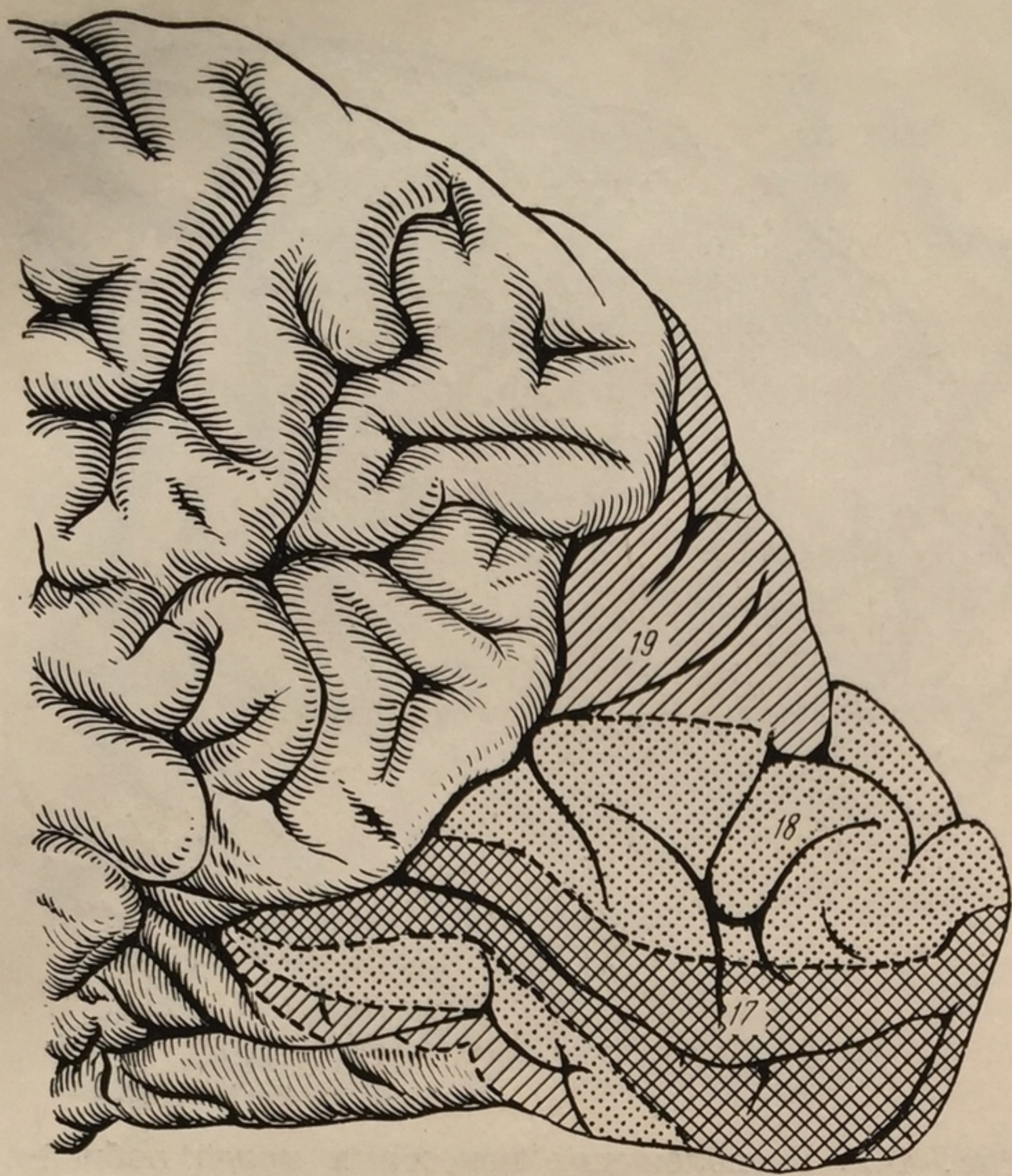


Рис. 145. Расположение полей 17, 18 и 19 на медиальной поверхности полушария человека (по Филимонову).

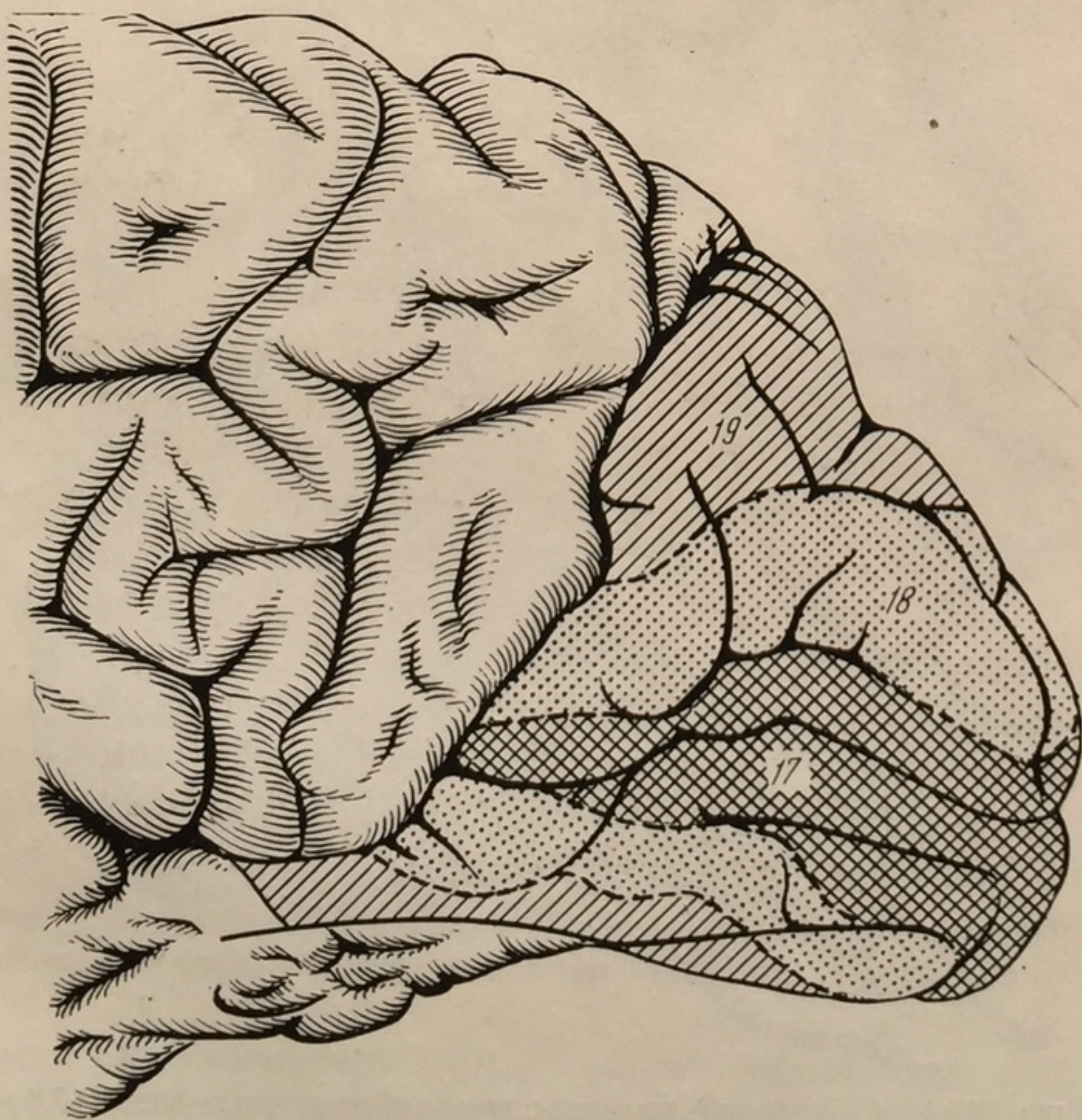


Рис. 146. Расположение полей 17, 18 и 19 на медиальной поверхности полушария человека (по Филимонову).

ного этапа исследований по этой проблеме главная задача состоит в изучении взаимосвязи коры и подкорки на основе учения об анализаторах. Во время дискуссии справедливо критиковалось утверждение Е. К. Сеппа, что «слово как обменный знак выполняет важную, но чисто служебную роль мышления». Е. К. Сепп неправильно сводил слово к знаку, не учитывая его смысловой формы, отрывая речь от мышления.

Нельзя согласиться также с утверждением Е. К. Сеппа, что трудовая деятельность и овладение трудовыми навыками через подражание обуславливают возникновение у человека двух новых анализаторов: для анализа результатов трудовой деятельности — поле 40, а для овладения трудовыми навыками — поле 39. Сведение сложнейших функций человека к функции отдельных полей и попытки выделения отдельных анализаторов для каждой функции — это проявление узкого локализационизма. Участник дискуссии А. М. Гринштейн показал, что новейшие данные нейроморфологии, электрофизиологии и клиники подтверждают правильность учения о динамической локализации функций, исходя из которого, отрицаются статические «центры» и подчеркивается, что подвижные «конstellляции» образований располагаются в отдельных друг от друга



частях мозга. А. М. Гринштейн подчеркивал необходимость дополнить топическую семиотику поражения «центров», т. е. основных ядер анализаторов, семиотикой поражения рассеянных элементов, а также рассматривать как единую функциональную систему корковые и подкорковые звенья анализаторов. В то же время следует отметить недостаточную обоснованность предположения А. М.

Гринштейна о том, что «рассеянные элементы анализаторов являются анатомическим субстратом так называемых субсензорных условных рефлексов, условные же рефлексы, замыкающиеся в основном поле анализатора, воспринимаются субъективно».

Большое влияние на разработку проблемы локализации в головном мозгу оказало учение И. П. Павлова о второй сигнальной системе.

И. П. Павлов высказывал предположение, что, «вероятно, лобные доли и есть орган этого прибавочного чисто человеческого мышления». В дальнейшем, как известно, он отказался от локализации функции второй сигнальной системы.

В настоящее время наблюдения клиницистов, сравнительно-морфологическое, филогенетическое, онтогенетическое изучение цитоархитектонических формаций коры мозга, несмотря на исключительную сложность функции второй сигнальной системы, позволяют выделить структуры мозга, являющиеся ее морфологическим субстратом. Это в первую очередь архитектурные поля: 44—45 лобной области; 21—22 верхней височной области; 37, 39 и 40 — теменно-затылочной области. Эти структуры характеризуются следующими чертами: они филогенетически наиболее новые и связаны с корковыми концами соответствующих анализаторов первой сигнальной системы. У обезьян хотя и имеются подобные структуры, однако они в значительной степени отличаются по сложности архитектуры и по объему занимаемой ими площади от соответствующих структур мозга человека.

Наиболее труден вопрос изучения структурной основы самых сложных процессов, связанных с психическими функциями, являющимися результатом целостной деятельности мозга. Хотя некоторые структуры имеют особо важное значение для их осуществления, было бы ошибкой выделять отдельные нервные элементы как выполняющие исключительно «психические» функции. Такую ошибку допускает И. С. Беритов, отно-

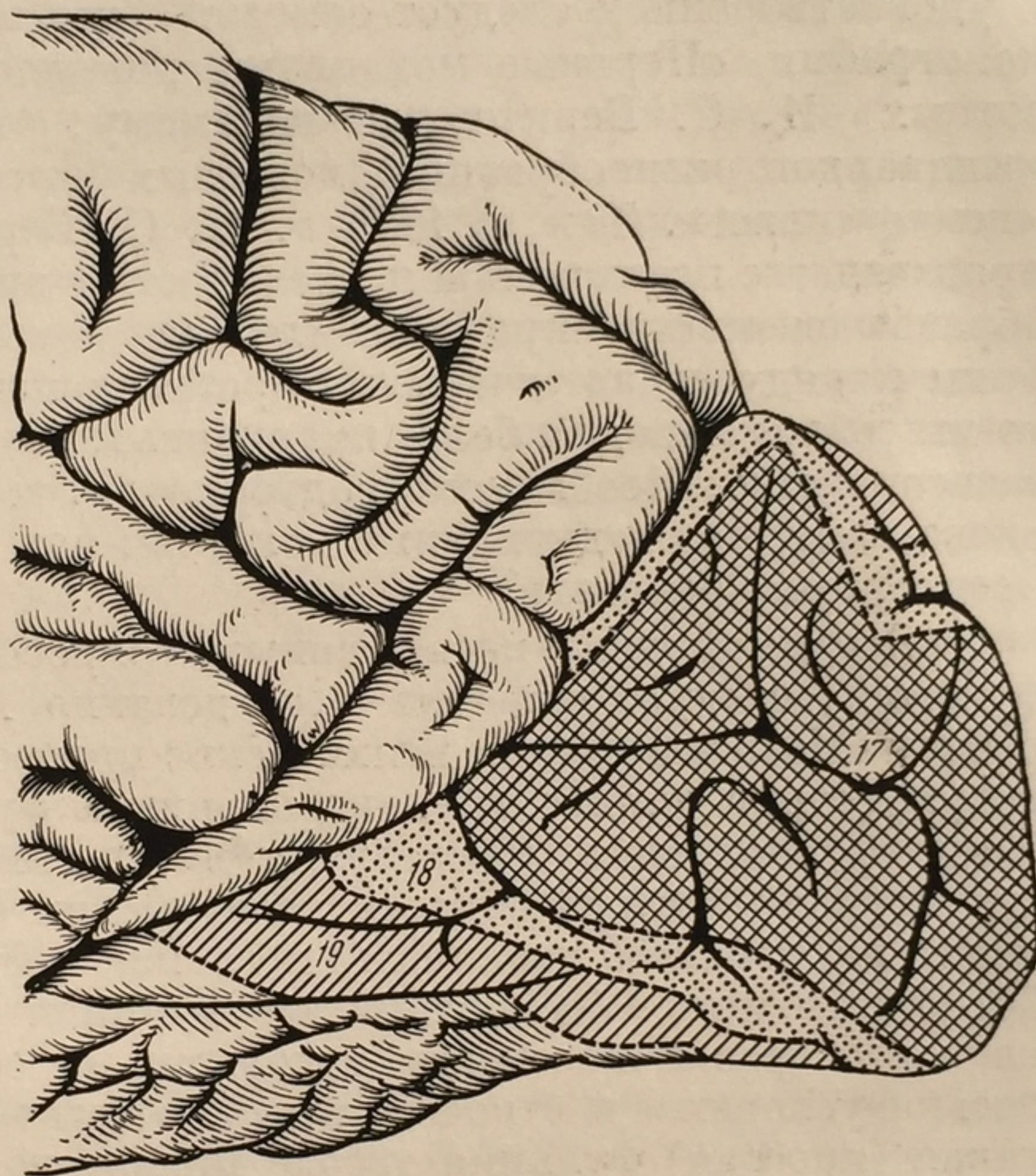


Рис. 147. Расположение полей 17, 18, 19 на медиальной поверхности полушария человека (по Филимонову).



ся паутинообразные, короткоаксонные звездчатые клетки к «психогенным», приписывая им «психические» функции. Этих клеток больше всего в слоях III—IV ядерных зон анализаторов. Согласно гипотезе И. С. Беритова, при возбуждении этих клеток возникают субъективные переживания, дифференцированные ощущения и т. д. Естественно, в свое время эти представления И. С. Беритова получили соответствующую критику. С удовлетворением следует отметить, что в последних выступлениях и в монографии «Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных» И. С. Беритов, по-видимому, отказался от выделения среди миллиардов разнообразных мозговых клеток только звездчатых как «психогенных». Так, в 1961 г. И. С. Беритов писал: «...поскольку в производстве психической деятельности в виде создания репродуцируемых образов внешнего мира существенную роль играют ассоциационные нейроны наряду со звездчатыми, производящими элементарные ощущения, то мы сейчас находим более правильным называть эти звездчатые нейроны «сенсорными». Необходимо подчеркнуть, что этот вывод И. С. Беритова снова вызывает недоуменные вопросы: как понимать «ассоциационные», «сенсорные нейроны»?

Среди трудов, посвященных вопросам локализации психических функций, следует отметить исследования А. Р. Лурия и, в частности, работу «Мозг человека и психические процессы» (1962). Обоснованно критикуя теории узкого локализационизма функции в мозгу и концепции, т. е. «органологии», высказывая интересные соображения относительно структурной приуроченности психических функций, автор иногда переходит на позиции локализации сложной функции. Он резко разделяет без достаточных обоснований все функции головного мозга на простые и сложные, различие между которыми на самом деле нередко является весьма условным и относительным. «Легко видеть, — пишет он, — что такая (простая) функция твердо привязана к определенным морфологическим приборам и не может осуществляться без них». Автор не учитывает тот важный факт, что и «простые» функции у человека являются сложными, в осуществлении которых принимают участие многие разделы коры, что эти «простые» функции — внешнее выражение сложнейших психических процессов человека.

Кроме того, с исторической точки зрения автор недооценивает положительное влияние для своего времени исследований Брока, Вернике, Геншена и др., несомненно способствовавших на том этапе прогрессу неврологии.

Функции высших отделов центральной нервной системы включают постоянное активное взаимовлияние корково-подкорковых образований. Они обеспечивают интеграцию нервных процессов наивысшего уровня мозга — процессов коры больших полушарий с процессами нижестоящих отделов центральной нервной системы. При этом ведущая роль в данных процессах принадлежит коре больших полушарий. Чем выше стоит животное на филогенетической лестнице (результат его сложных взаимоотношений с окружающей средой), тем сложнее организация архитектоники коры больших полушарий и ее связи с нижележащими отделами центральной нервной системы. Сложностью строения этих образований и обусловлены трудности изучения структуры и функциональных особенностей коры и подкорки в эксперименте.



Для разрешения сложных вопросов, связанных с проблемой локализации функции в головном мозгу, особенно при изучении взаимоотношений различных структур коры и подкорки, большое значение имеют методики исследования, позволяющие одновременно исследовать процессы, происходящие в различных отделах мозга.

В настоящее время при помощи электроэнцефалографии (путем применения хронических электродов и микроэлектродов) изучаются биоэлектрические явления у подопытных животных во время выработки и затем во время осуществления условного рефлекса. Так, например, сотрудник лаборатории электроэнцефалографии Института мозга Н. Н. Любимов установил, что при показе животным пищи у них происходит возрастание частоты потенциалов в области следующих извилин: орбитальной, передней сильвиевой, задней крестовидной, венечной, а также в определенных точках гипоталамуса. Во время акта еды такие колебания сохраняются только в структурах орбитальной и передней сильвиевой извилин. Этим же методом установлены изменения потенциалов в двигательном, слуховом и зрительном анализаторах, а также в отдельных слоях коры (Л. Г. Трофимов, М. Я. Рабинович, Т. М. Мохова и др.) при выработке соответствующих условных рефлексов.

Современные электрофизиологические исследования также сделали возможным изучение ретикулярной субстанции, структурные особенности которой были известны многим исследователям (Штиллинг, В. М. Бехтерев, Н. А. Миславский и др.).

Особенно следует указать на многочисленные экспериментально-морфологические исследования последних 10—15 лет с использованием метода электроэнцефалографии в области таламуса, гипоталамуса, стволовой части, подкорковых узлов и их связей с отдельными областями коры и ее слоев.

Известно, что подбугорье влияет на кору через основные ядра таламуса. В настоящее время доказано, что и другие части таламуса, так называемые интерламинарные образования, лежащие главным образом по средней линии ядер, имеют диффузные проекции в кору, посредством которых осуществляется интеграция ритмической активности ее обширных областей.

Морисон и Демпси (Morison, Dempsey, 1942) показали, что при электрораздражении ядер зрительного бугра можно наблюдать реакции двух типов в коре головного мозга. Одни реакции получаются в определенных четко ограниченных областях коры соответственно соматотопической проекции той или иной формы чувствительности в полях 1, 2, 3 и частично в полях 5 и 7 при раздражении известных чувствительных ядер таламуса, в которых переключаются импульсы, распространяющиеся по специфическим афферентным путям. При раздражении некоторых других ядер таламуса, физиологическая роль которых еще недостаточно известна, возникают медленные потенциалы, имеющие генерализованное распространение по всей коре.

Установлены особенности конечных путей «специфической» и «неспецифической» афферентной системы. Волокна первой системы оканчиваются в IV слое коры (основные проекционные волокна), волокна второй — во всех слоях коры. На основании этих особенностей все ядра зрительного бугра разделяются на две группы.



В ядрах первой группы, во-первых, прерываются афференты специальной чувствительности (кожной и глубокой чувствительности органов чувств), во-вторых, прерываются связи между мозжечком, стриарными формациями, гипоталамусом и корой большого мозга, в частности с двигательной и с лимбической, в-третьих, проходят связи между различными ядрами, обеспечиваются ассоциационными волокнами.

Вторая группа ядер имеет связи с таламической ретикулярной системой или таламической системой диффузной проекции. К ним относятся ядра средней линии, которые по размерам меньше, чем таламические ядра специфической системы. Их клетки не перерождаются при разрушении коры, так как не имеют прямых связей с корой. Электрическое раздражение ретикулярной системы зрительного бугра сопровождается изменениями биотоков. Последние имеют большое распространение, но у них нет четких границ. Остается еще нерешенным вопрос, оканчиваются ли волокна диффузной проекции в зонах коры, относящихся к специфическим афферентным системам.

Электрические раздражения так называемой интраламинарной области таламуса у ненаркотизированных животных вызывают изменения в электроэнцефалограмме: двусторонние комплексы колебаний, характерные для эпилепсии типа «petit mal». Опыты Джаспера и его сотрудников с отведением биоэлектрических потенциалов с отдельных слоев коры показали, что реакция на раздражение «специфической афферентной системы» реализуется в IV слое коры, а раздражение «неспецифических» ядер зрительного бугра дает отражение почти во всех слоях коры.

М. Я. Рабинович (1961), исследуя на собаках электрические реакции отдельных слоев коры больших полушарий при выработке оборонительно-двигательных условных рефлексов с электрокожным подкреплением лапы животного, показал, что сигнальный раздражитель (свет или звук) активирует в первую очередь нейроны слоев II и IV коры анализатора, куда адресовано сигнальное раздражение; слои II и IV коры кожного анализатора и слои III и V коры двигательного анализатора.

Опыты с отведением биотоков из ретикулярной формации показали, что они характеризуются колебаниями значительно более медленными (в среднем 5—6 колебаний в секунду) по сравнению с колебаниями потенциалов «специфических» систем. Это связано, по-видимому, с тем, что образования ретикулярной формации имеют большое количество синапсов.

В таламической системе диффузной проекции латентный период ответной реакции равен 15—50 тысячным долям секунды, а в «специфической» афферентной системе этот период составляет 1—5 тысячных долей секунды.

Эксперименты по раздражению ретикулярной формации показали, что она оказывает влияние на функциональное состояние всей коры в целом, чем и отличается от специфических проекционных путей, раздражение которых изменяет состояние электрической активности только определенных ограниченных проекционных областей коры.

На основании таких исследований была выдвинута теория о существовании так называемой «восходящей и нисходящей активизирующей ретикулярной системы» (Мегун, Морucci).



Нет сомнения в том, что исследования по структуре и функции ретикулярной субстанции обогащают и уточняют сведения о сложных связях коры и подкорки, интегрирующей роли отдельных образований мозга, особенно ретикулярной формации, устанавливающей взаимосвязи в высшей и низшей нервной деятельности при осуществлении сложных рефракторных механизмов.

Эти исследования поставили вопрос об уточнении некоторых вопросов локализации функции в головном мозгу; так, например, морфологическим субстратом двигательных функций является не только передняя центральная извилина, но и теменная, лобная и даже затылочная области. В осуществлении двигательных функций принимает участие и ретикулярная субстанция, которая оказывает адаптирующее влияние на анализаторы и мышечный тонус.

Изучая ведущую роль коры больших полушарий в процессе высшей нервной деятельности, И. П. Павлов вместе с тем постоянно подчеркивал взаимосвязь и взаимодействие коры и подкорковых и ниже лежащих отделов нервной системы. И. П. Павлов писал: «Итак, подкорковые центры в большей или меньшей мере определяют деятельное состояние больших полушарий и тем разнообразно изменяют отношение организма к окружающей среде»<sup>1</sup>.

Современные экспериментальные и клинические наблюдения по уточнению знаний о функциональной локализации в головном мозгу направлены к дальнейшему развитию этих мыслей И. П. Павлова, к их конкретизации в отношении нахождения путей и взаимоотношения подкорковых образований и коры, и в них нельзя видеть что-либо принципиально новое.

Между тем некоторые зарубежные авторы пытаются сделать необоснованный вывод о том, что так называемая ретикулярная система является каким-то самостоятельным образованием, которое обладает собственными энергетическими ресурсами и оказывает ведущее и определяющее влияние на деятельность всей нервной системы и, следовательно, на поведение животных и человека. В настоящее время снова распространяются старые представления о существовании специального центра сна в области дна III желудочка. При этом игнорируются имевшие в свое время место споры о физиологическом механизме сна как коркового процессе и о роли афферентных систем в его возникновении.

Необходимо отметить, что проблема сна стала объектом экспериментальных исследований со второй половины XIX века. Однако до физиологического учения И. П. Павлова представления о процессах сна связывались с определенным центром. В них отсутствовало рассмотрение природы сна как биологического явления в жизнедеятельности организма животных и человека.

Среди многочисленных таких теорий наиболее распространенными были теории кровообращения, химическая или токсемическая, эндокринная и др. Одновременно делались попытки обнаружить специальный центр сна в мозгу, который осуществлял механизмы сна и бодрствования.

Наибольшее распространение получила теория подкоркового центра сна [Маутнер (Mauthner); Форель, Фогт, Дюбуа (Dubois)], локализовав-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 2. М.—Л., 1951, стр. 123.



шегося клиницистами в области III желудочка и сильвиева водопровода. Эти взгляды получили широкое распространение после клинико-анатомических исследований эпидемического энцефалита (Экономо). Существовала концепция, по которой центр сна локализовался в области лобных долей большого мозга [Лежандр, Пиерон (Legendre, Pieron, 1913)]. Известный швейцарский физиолог Гесс погружал животных в сон путем электрического раздражения нижних отделов III желудочка. Научное материалистическое изучение механизмов сна стало возможно после глубокого изучения процессов торможения в коре и подкорке.

Свой взгляд на природу сна И. П. Павлов обобщил в докладе «Проблема сна» на конференции невропатологов и психиатров в Ленинграде в декабре 1935 г.: «... для такой важной научной проблемы, как сон — и житейский, и клинический, — мое слово не лишено значения, и потому не лишено значения, что я над явлением сна думаю — и не один, а в компании с моими сотрудниками — целых 35 лет, изучая высшую нервную деятельность собак»<sup>1</sup>.

И. П. Павлов впервые обосновал биологическую и физиологическую сущность сна как процесса охранительного торможения клеток коры больших полушарий, предупреждающего явления истощения и разрушения наиболее чувствительных и ранимых клеточных элементов, отличающихся «стремительно-функциональной разрушимостью, быстрой утомляемостью».

Такая широкая биологическая концепция о сущности сна позволила И. П. Павлову разработать новый принцип лечебной практики — использование охранительного торможения в качестве целебного действия некоторых функциональных заболеваний человека.

И. П. Павлов в своем воззрении на природу бодрствования и сна приводит известные данные И. М. Сеченова в его классическом труде «Рефлексы головного мозга» о том, что «для деятельности состояния больших полушарий необходима известная минимальная сумма раздражений, идущих в головной мозг при посредстве обычных воспринимающих поверхностей тела животного».

Обобщая исследования многочисленных ученых и сотрудников и клиницистов, работавших под его руководством, И. П. Павлов писал: «Едва ли может подлежать сомнению, что существует два механизма возникновения сна, что надо различать сон активный и сон пассивный. Сон активный — тот, который исходит из больших полушарий и который основан на активном процессе торможения, впервые возникающем в больших полушариях и отсюда распространяющемся на нижележащие отделы мозга; а сон пассивный — происходящий вследствие уменьшения ограничения возбуждающих импульсов, падающих на высшие отделы головного мозга (не только на большие полушария, но и на ближайшую к ним подкорку)»<sup>2</sup>.

И. П. Павлов не видит противоречия между его физиологической теорией сна, экспериментальными данными Гесса и так называемым подкорковым центром сна клиницистов.

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 2. М.—Л., 1951, стр. 409.

<sup>2</sup> Там же, стр. 200.



Обсуждая опыты Гесса, И. П. Павлов говорил, что он признает приводимые им факты, «но что он не согласен с их интерпретацией. Во-первых, надо обратить внимание на то, что данные Гесса не совсем согласуются с данными клиницистов, которые также говорят о подкорковом центре сна. По их мнению, центр сна не соответствует той области, которую раздражал Гесс. Известно, что сам Гесс обратил на это внимание и говорил о том, что его опыты должны разочаровать клиницистов потому, что анатомически эти пункты вызывания сна не совпадают с клиническими данными. Повреждения при энцефалите находятся в области третьего желудочка, боковых его стенок, а Гесс раздражал самую низшую часть головного мозга, значит, почти приближался к мозговому стволу»<sup>1</sup>.

Необходимо отметить, что в последних работах Гесса (1956) односторонность концепции увеличилась. Он стал утверждать, что «сон есть процесс парасимпатической природы», посредством которого автономная нервная система через диэнцефалон регулирует высшие церебральные функции.

Решительно выступая против утверждения о наличии в мозгу специального центра и называя такой центр «воображаемым» и даже «фантастическим», И. П. Павлов в то же время дал исчерпывающие объяснения появлению сонливости при эпидемическом энцефалите: «Я нисколько не спору с тем фактом, что при энцефалите имеется сон и что это привязано к *hypothalamus*, сообразовано с *hypothalamus*-ом. Однако я бы этот факт третировал так же, как факт Сперанского и Галкина». (Речь идет об опытах Сперанского и Галкина с уничтожением у собаки трех дистантных рецепторов — обоняния, слуха и зрения; эти подопытные собаки спали в сутки  $23\frac{1}{2}$  часа.) Далее И. П. Павлов говорит: «Я бы сказал следующее. Несомненно, *hypothalamus* это есть широкая дорога, у которой имеются свои центры, в которых скопляются раздражения, идущие из внутреннего мира, т. е. от всех наших органов. И его разрушение ведет к тому, что большие полушария лишаются сообщения со всем внутренним миром, со всей деятельностью органов, т. е. получается состояние, аналогичное тому, когда разрушаются все три рецептора, т. е. когда полушария лишаются раздражений, идущих в них из внешнего мира. Эти раздражения, исходящие из внутренних органов, хотя мы их не сознаем, однако постоянно поддерживают высокий тонус больших полушарий»<sup>2</sup>. И далее: «Я бы факт сна при энцефалите мог понимать так, что это есть отрез от больших полушарий в результате заболевания *hypothalamus* всех внутренних раздражений и, таким образом, страшное понижение тонуса, как это наблюдается и в случаях разрушения рецепторов внешнего мира»<sup>3</sup>.

Выступая против наличия узко локализованного центра сна, И. П. Павлов подчеркивал необходимость строго оценивать особенности физиологического эксперимента и клинических наблюдений: «А как же факт этот надо понимать? Нужно вам сказать, что одно дело явление на данном организме при нормальных условиях, как в нашем случае,

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 2. М.—Л., 1951, стр. 442.

<sup>2</sup> Там же.

<sup>3</sup> Там же, стр. 421.



а другое — дело в случаях патологических явлений, а тем более искусственных лабораторных явлений, как, например, раздражения мозга. Это, конечно, совершенно разные вещи. В то время, как там можно дойти до простоты, здесь — в норме — явления усложняются. И в данном случае, когда Гесс при раздражении определенных пунктов мозга получает определенное состояние собаки, он сам говорит, что это, может быть, раздражение не только клеток воображаемого, фантастического «сонного центра», а это, может быть, раздражение волокон или центробежных, или центростремительных, причем обращает внимание на то, что места, от которых он получил сон, были очень ограниченные». И дальше: «Так что я нахожу, что этот опыт Гесса, который чрезвычайно убеждал и самого автора, и, тем более, клиницистов — все это закономерно оспоримо и может быть сведено к тому, что я уже говорил, причем ни о каком специальном центре сна речь не идет». «Я бы сказал, что такое грубое представление о какой-то группе клеток, которые производят сон, когда другая группа производит бодрое состояние, это физиологически противоречиво. Когда мы видим сон каждой клетки, почему говорить о какой-то специальной группе клеток, которая производит сон? Раз клетка есть, она производит тормозное состояние, а оно переводит в недействительное состояние и ближайшие клетки, а когда оно распространяется все больше, то оно обуславливает сон»<sup>1</sup>.

Представления И. П. Павлова о природе сна, подкрепленные многочисленными клиническими и экспериментальными данными, получили широкое признание среди исследователей, и, казалось бы, нет оснований для их пересмотра.

Опытами Бремера (Bremer, 1935, 1936, 1938) были подтверждены воззрения И. П. Павлова о том, что животные, лишенные органов чувств, впадали в состояние продолжительного сна. Производя либо полную деафферентацию каких-либо областей коры, либо рассечение ствола на различных его уровнях и приготавливая препарат «изолированного мозга», Бремер убедился, что тонус коры поддерживается кортикопетальным потоком возбуждения.

Однако некоторые исследователи, исходя из установленных данных об активизирующей роли ретикулярной формации, были склонны рассматривать ее как центр сна.

Экспериментальными исследованиями Демпси и Морисон (Dempsey, Morison, 1942) демонстрировали, что тонус коры поддерживается ретикулярной формацией, оказывающей восходящее, активизирующее влияние на кору больших полушарий. Чтобы исключить в функции бодрствования роль специфических систем, Линдслей, Боуден и Мегун (1949), Линдслей, Шрейнер, Ноулз, Мегун (1950) проводили раздельное разрушение ретикулярной формации и основных афферентных путей. По их данным, только обширные повреждения ретикулярной формации на уровне моста, среднего мозга и базального диэнцефалона приводят к появлению электроэнцефалограммы, характерной для сна. Спинномозговые и бульбарные перерезки, по данным указанных авторов, не вызывали на электрокардиограмме картину сна. Нужно

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 2. М.—Л., 1951, стр. 422—423.



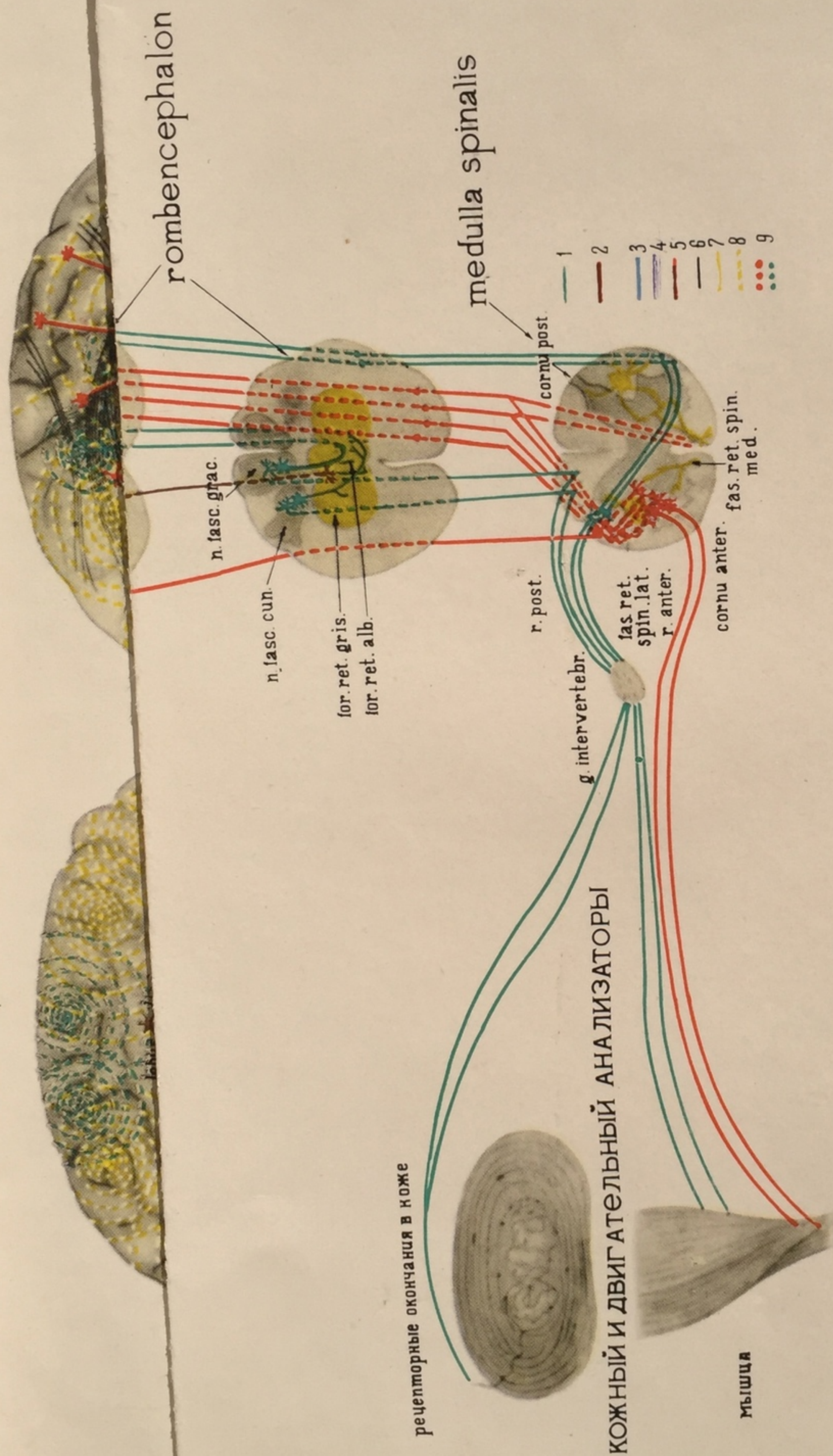


Рис. 148. Ретикулярная формация в системе анализаторов (схема по Саркисову)



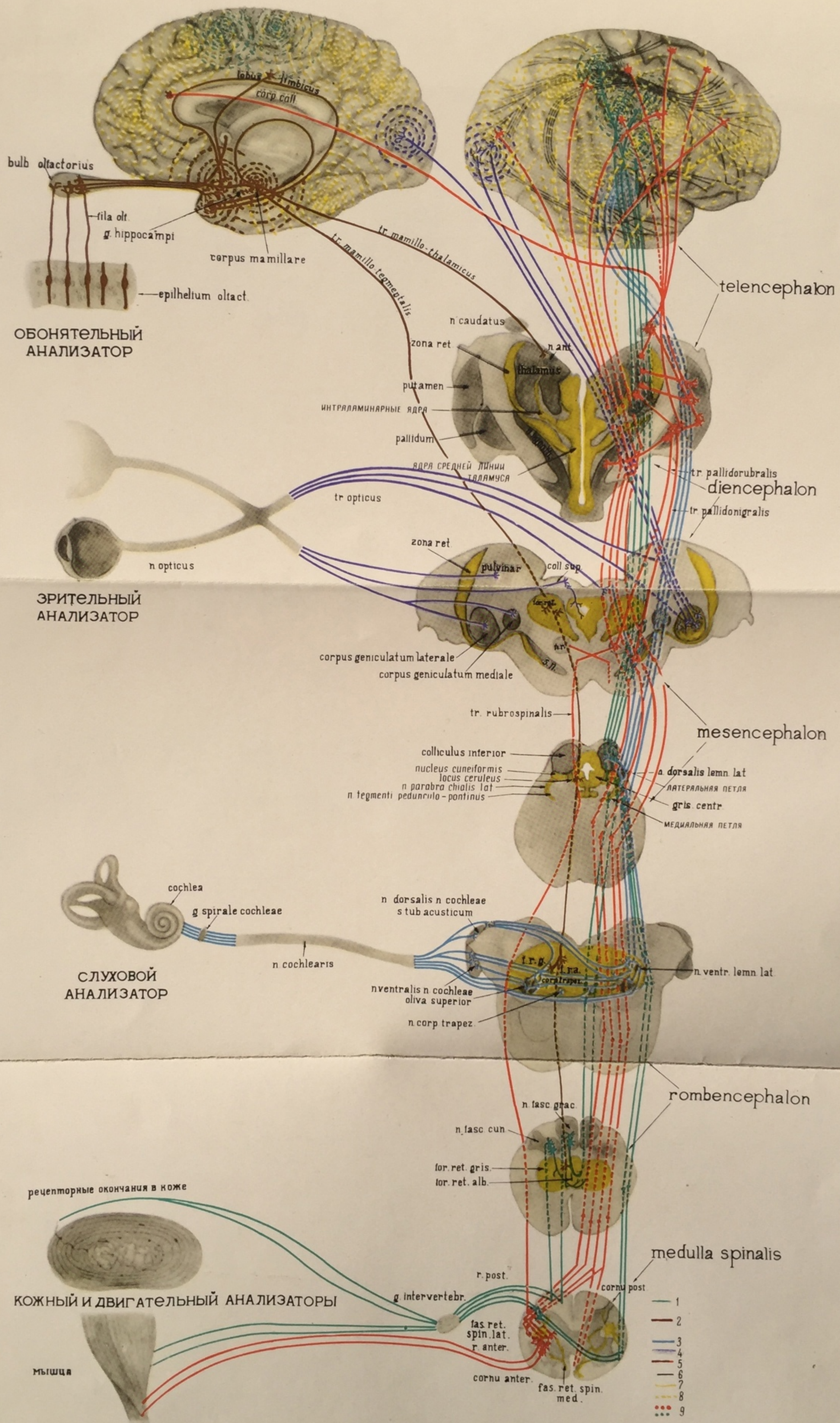


Рис. 148. Ретикулярная фармация в системе анализаторов (схема по Саркисову)



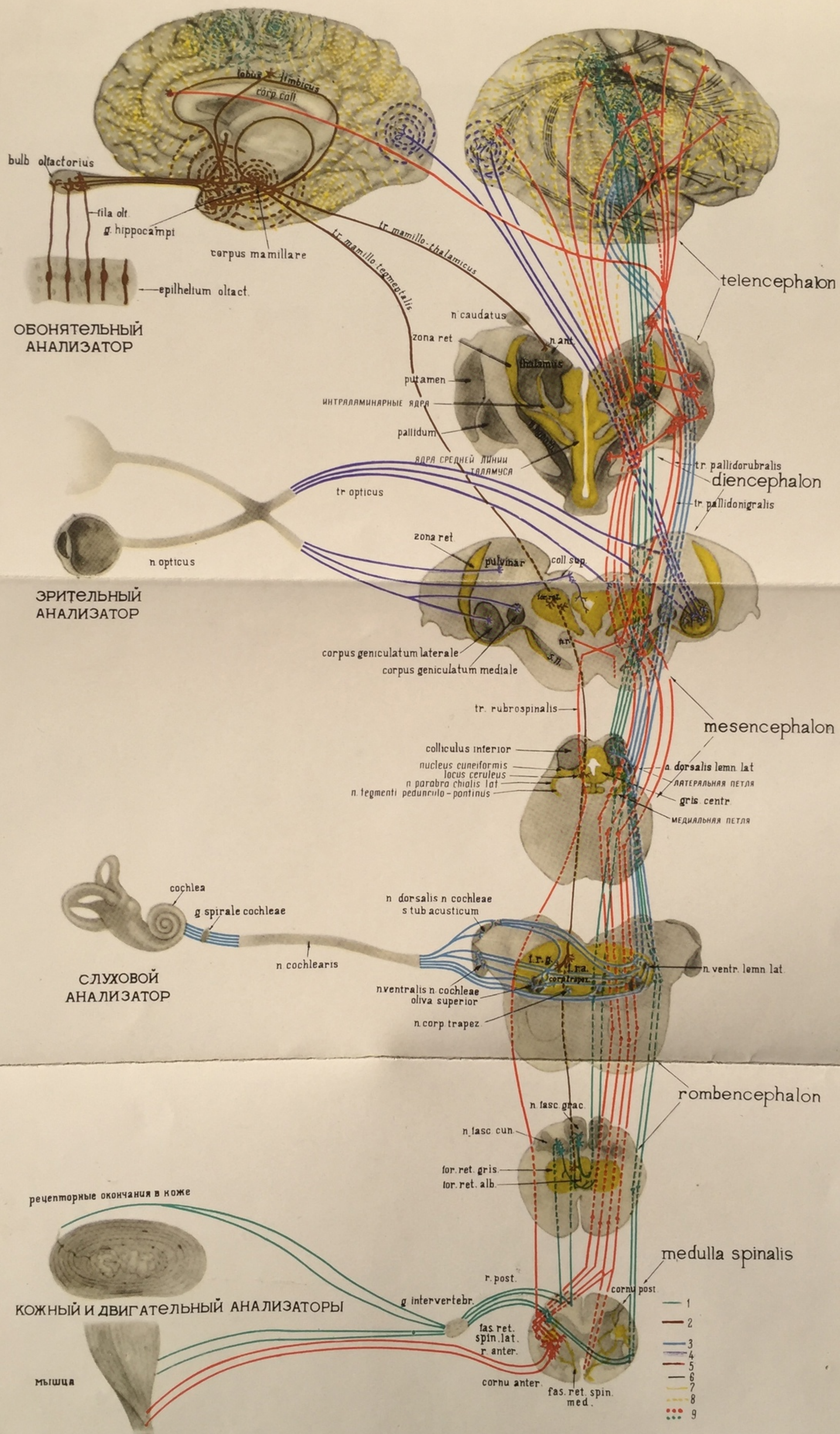
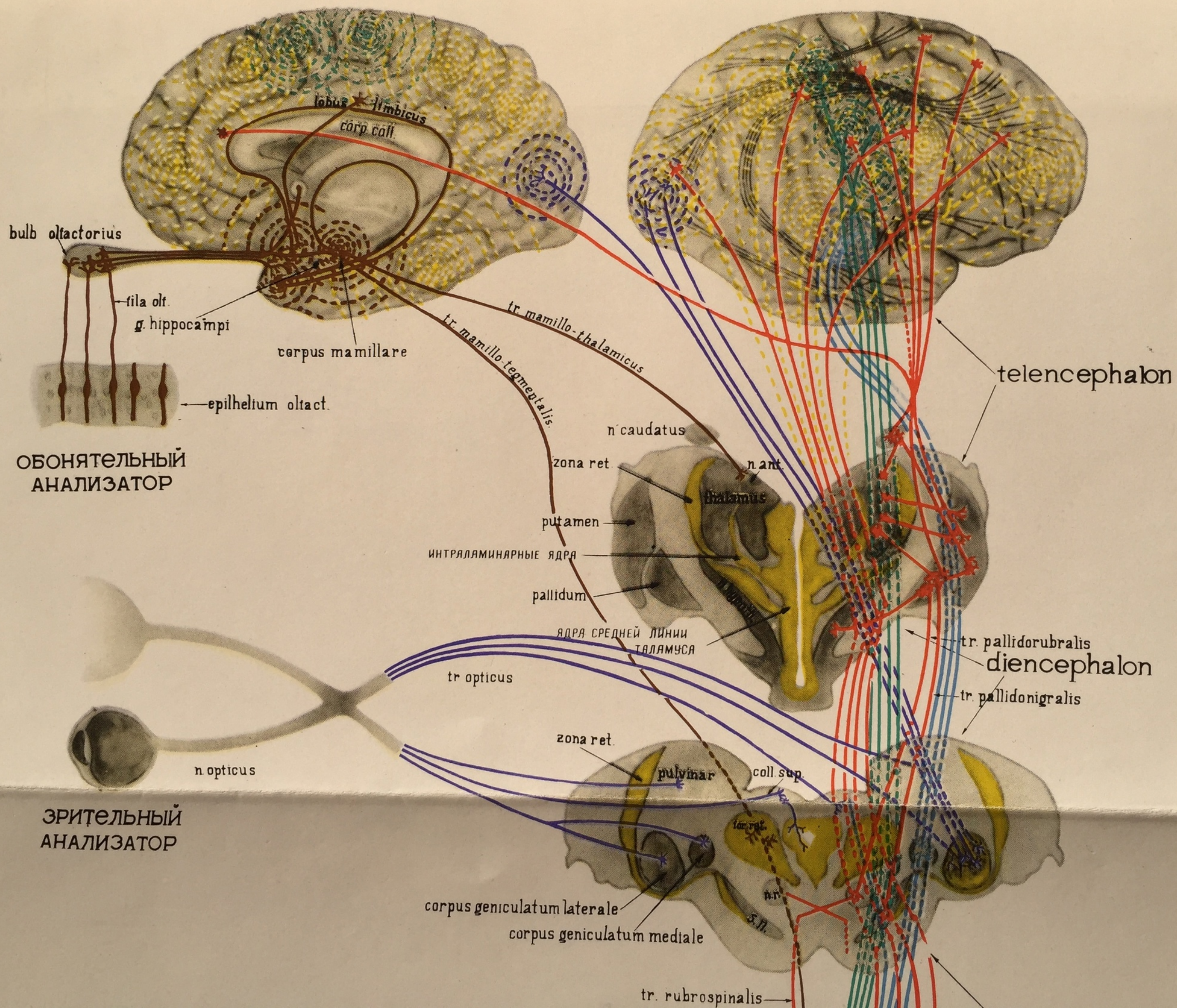


Рис. 148. Ретикулярная фармация в системе анализаторов (схема по Саркисову)



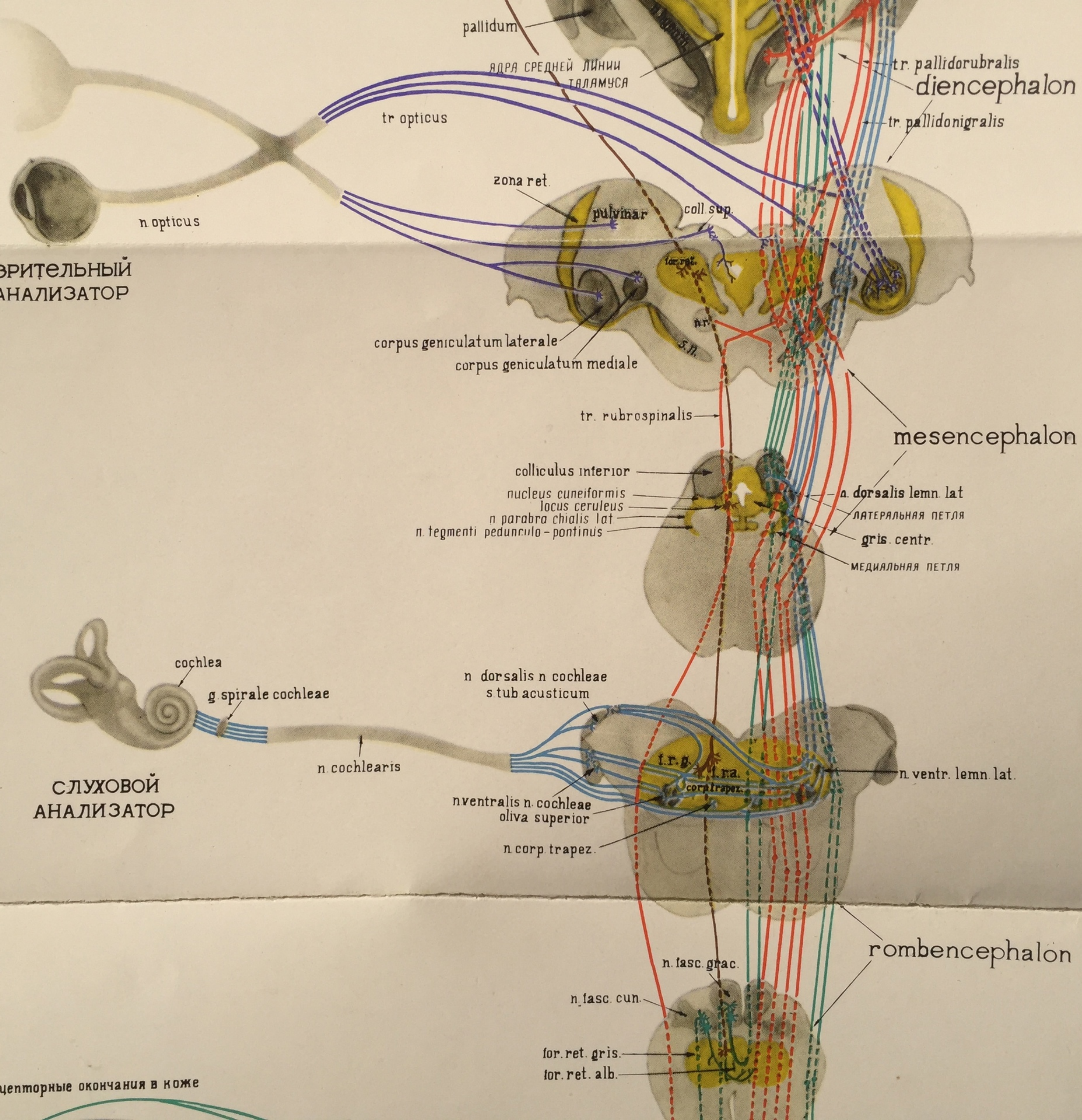




ЗРИТЕЛЬНЫЙ  
АНАЛИЗАТОР

СЛУХОВОЙ  
АНАЛИЗАТОР

рецепторные окончания в коже





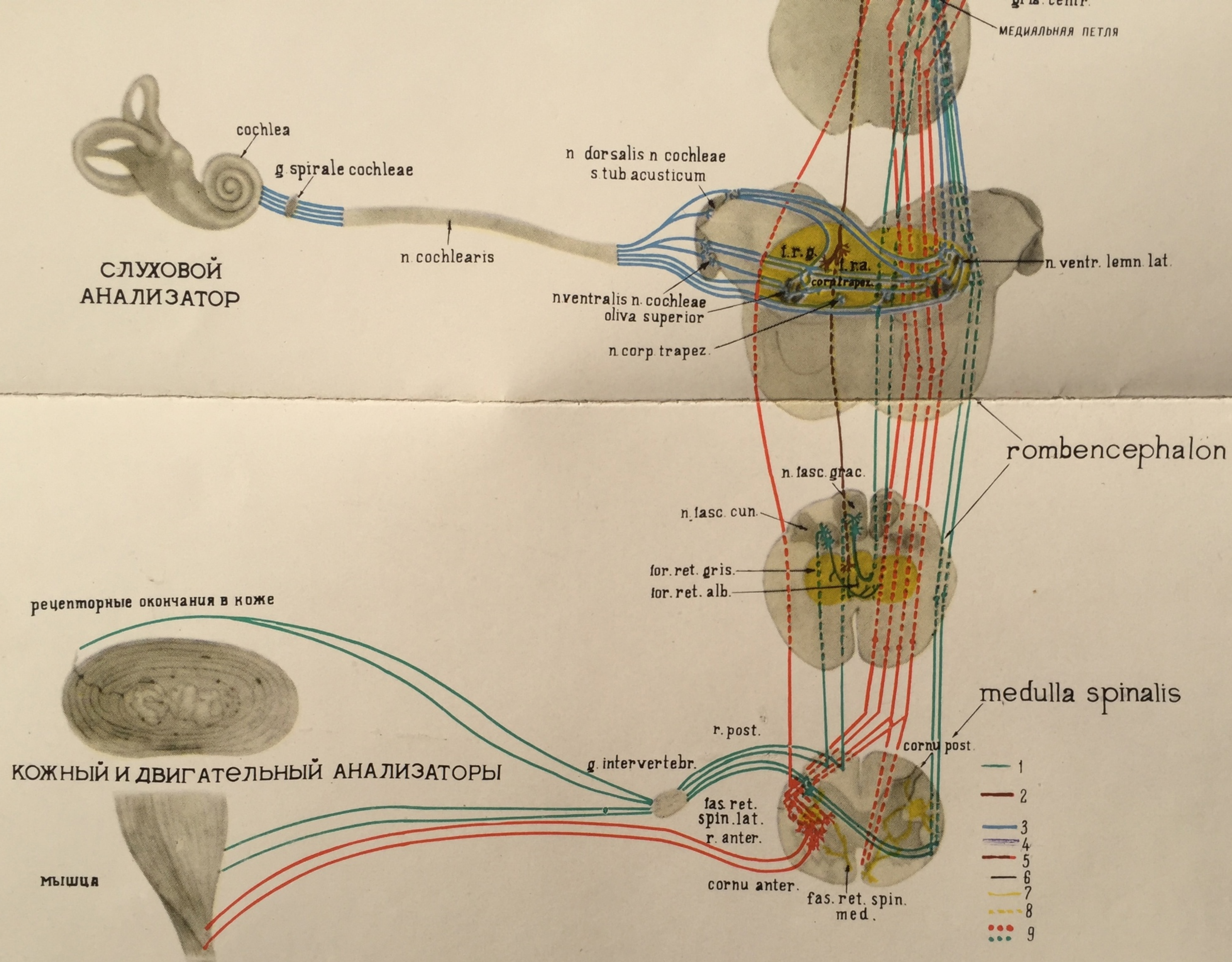


Рис. 148. Ретикулярная фармация в системе анализаторов (схема по Саркисову)



отметить, что эти авторы не приводили контрольных гистологических исследований, подтверждавших разрушение «неспецифической» системы при одновременной сохранности «специфической». Это объясняется тем, что технически в настоящее время не представляется возможным осуществить разрушение только одной из этих систем при сохранности другой (рис. 148).

Наши исследования совместно с Е.П. Кононовой и Н.Н. Любимовым по установлению значения специфических путей в механизме сна показали следующие результаты: у обезьяны Маши были прерваны основные афферентные специфические пути на уровнях среднего и промежуточного мозга (зрительные тракты, медиальные и латеральные петли, спино-таламические пучки), что подтверждено последующим морфологическим исследованием очагов разрушения. При клиническом исследовании у животного было обнаружено резкое ослабление болевой и температурной чувствительности, а также некоторое ослабление тактильной чувствительности. Отмечалась сомнолентность у обезьян. Этот эксперимент свидетельствует о значении основных специфических систем и для поддержания бодрствующего состояния.

У двух следующих обезьян, Пети и Мити, несмотря на значительные разрушения «неспецифических» структур зрительных бугров, не наблюдалось ни сомнолентности, ни сопутствующего сомнолентности замедления ритма колебаний потенциалов. Эти данные не подтверждают избирательную роль ретикулярной субстанции в механизме сна (рис. 149, 150).

Кнотт и Ингрем (Knott, Ingram, 1951) указывают, что обширные повреждения ретикулярной формации, особенно в среднем мозгу, сопровождаются изменениями электроэнцефалограммы, характерными для сна (рис. 151—153).

Дальнейшее электрофизиологическое изучение этого вопроса привело к распространению взглядов об узкой локализации центра сна, который, по мнению этих исследователей, располагается в ростральной части моста [Ингрем, Книлс (Ingram, Snils, 1955), Росси и Цирондоли (Rossi, Zirondolli, 1955), Моруцци, 1958)] (рис. 154).

При сопоставлении экспериментальных исследований Моруцци с такими же исследованиями других авторов выявляются большие противоречия в конечных результатах. Так, например, при однотипной перерезке в области среднего мозга, по данным Росси и Цирондоли, кошка спит, а по данным Моруцци, явлений сна нет (рис. 155).

Противоречивы данные и относительно роли тройничного нерва. Устранение его влияния (перерезка) на ретикулярную формацию, по данным Моруцци, не ведет ко сну, а по данным Роже (Roger), Росси и Цирондоли (1956), он является ведущим в афферентации ретикулярной формации: разрушение гассерова узла, по мнению последних авторов, ведет ко сну (рис. 156). Кроме того, Моруцци (1956) подчеркивает, что состояние бодрствования сильно изменяется при разрушении мозжечка.

Пытаясь объяснить эти противоречия, мы использовали также результаты исследований Коллинса (Collins, 1954), который установил связь между глубиной сонного состояния и величиной повреждения *fascic. tegmento-mamillaris*, волокна которого начинаются в гипоталамической области, направляясь к глубокому ядру покрышки Гуддена и оттуда к ретикулярной формации моста. Мы определили,



что расположение упомянутого ядра почти совпадает с областью, которая, по мнению Моруцци, является «критической» для сна.

Повреждение этого пучка нарушает связи ретикулярной системы с гипоталамусом. Таким образом, эксперименты Коллинса в некоторой степени подтверждают взгляды Гесса, Клода и Лермита (Claude, Lehrmitte), Экономо, Морисона, Рансона и Мегуна (Ranson,

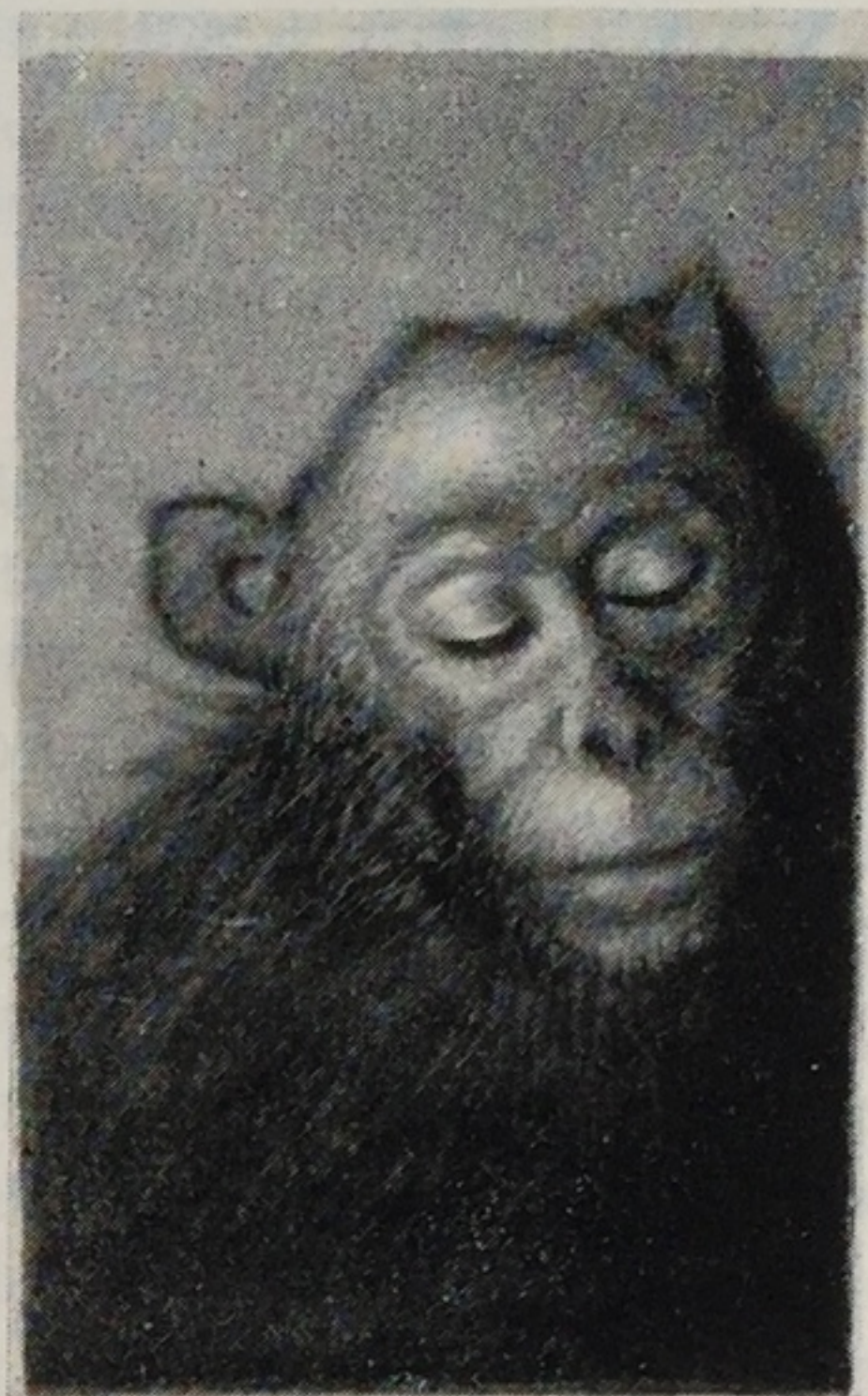
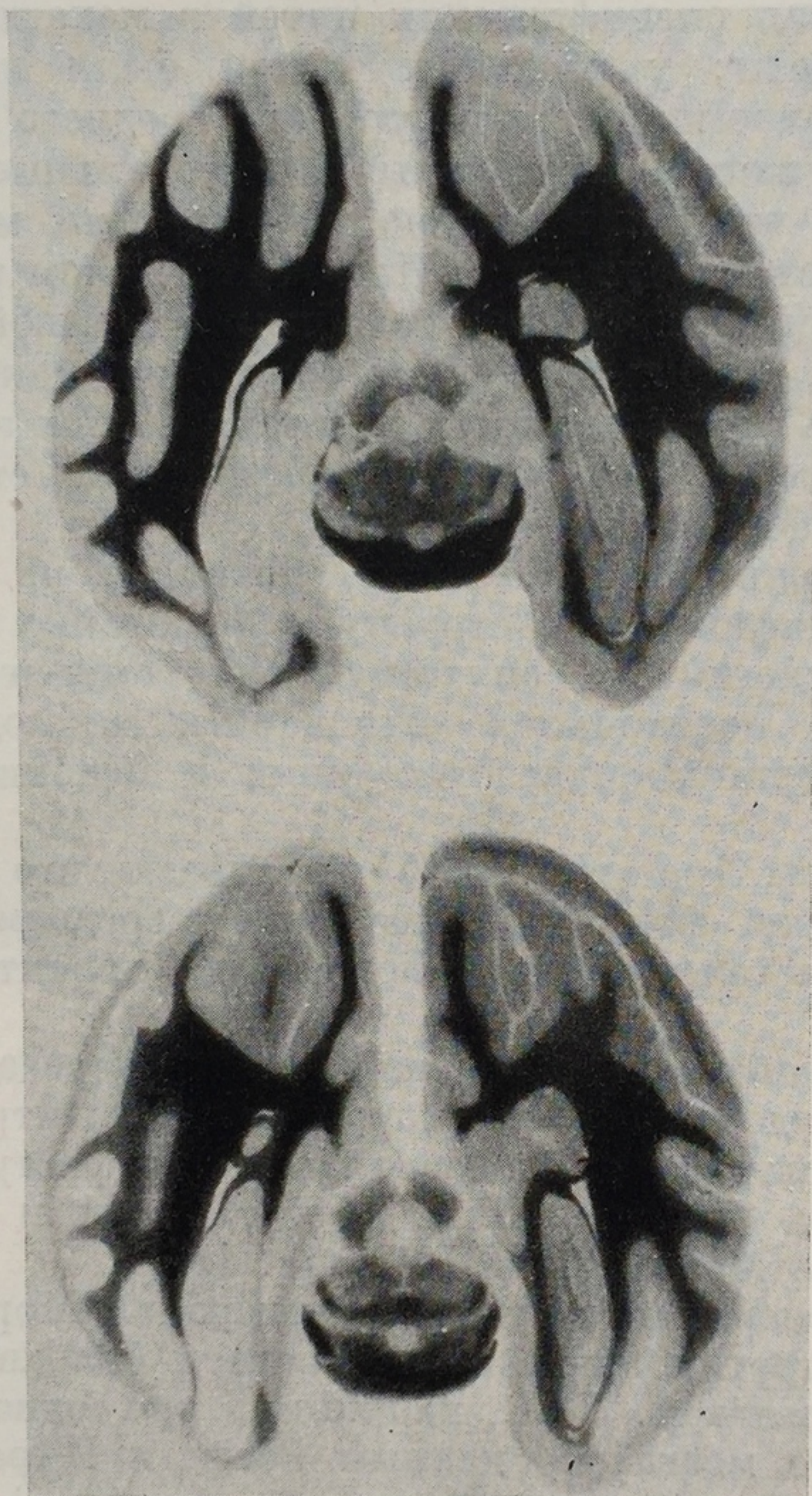


Рис. 149. Морфологический контроль двусторонней перерезки латеральной и медиальной петель и спино-таламического пути у обезьяны Маши.

Magoun), Наута и др. о роли межуточного мозга, в частности гипоталамуса, в регуляции функции сна. В то же время эти эксперименты указывают, что функцию биологического сна нельзя локализовать в каком-то узком участке центральной нервной системы. Как правило, подчеркивал И. П. Павлов, его возникновение при тех или иных локальных нарушениях и повреждениях центральной нервной системы объясняется нарушением целостности обширных морфологических систем, через которые осуществляется афферентация коры.

При этом нужно иметь в виду, что имеется множество путей и нервных структур на всем протяжении спинного, стволовых и подкорковых образований мозга, участвующих в афферентации коры, от поражения которых зависит характер и степень нарушения механизмов сна.



Роль этих отдельных образований центральной нервной системы в деафферентации коры мозга и выявляется при экспериментальных исследованиях методом электроэнцефалографии. Важно подчеркнуть, что эти

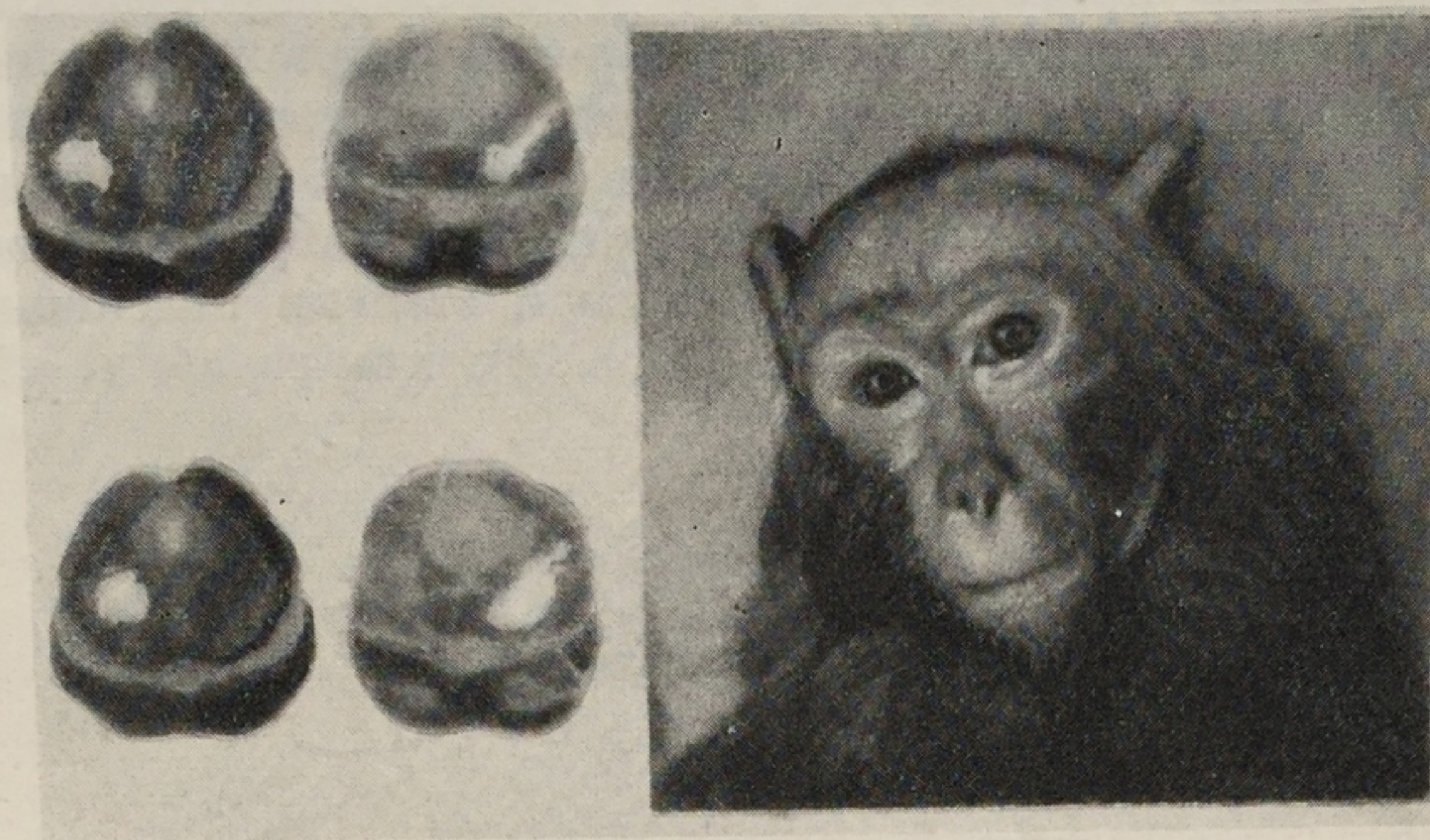


Рис. 150. Морфологический контроль разрушения основной массы ретикулярной формации на уровне среднего мозга у обезьяны Вани.

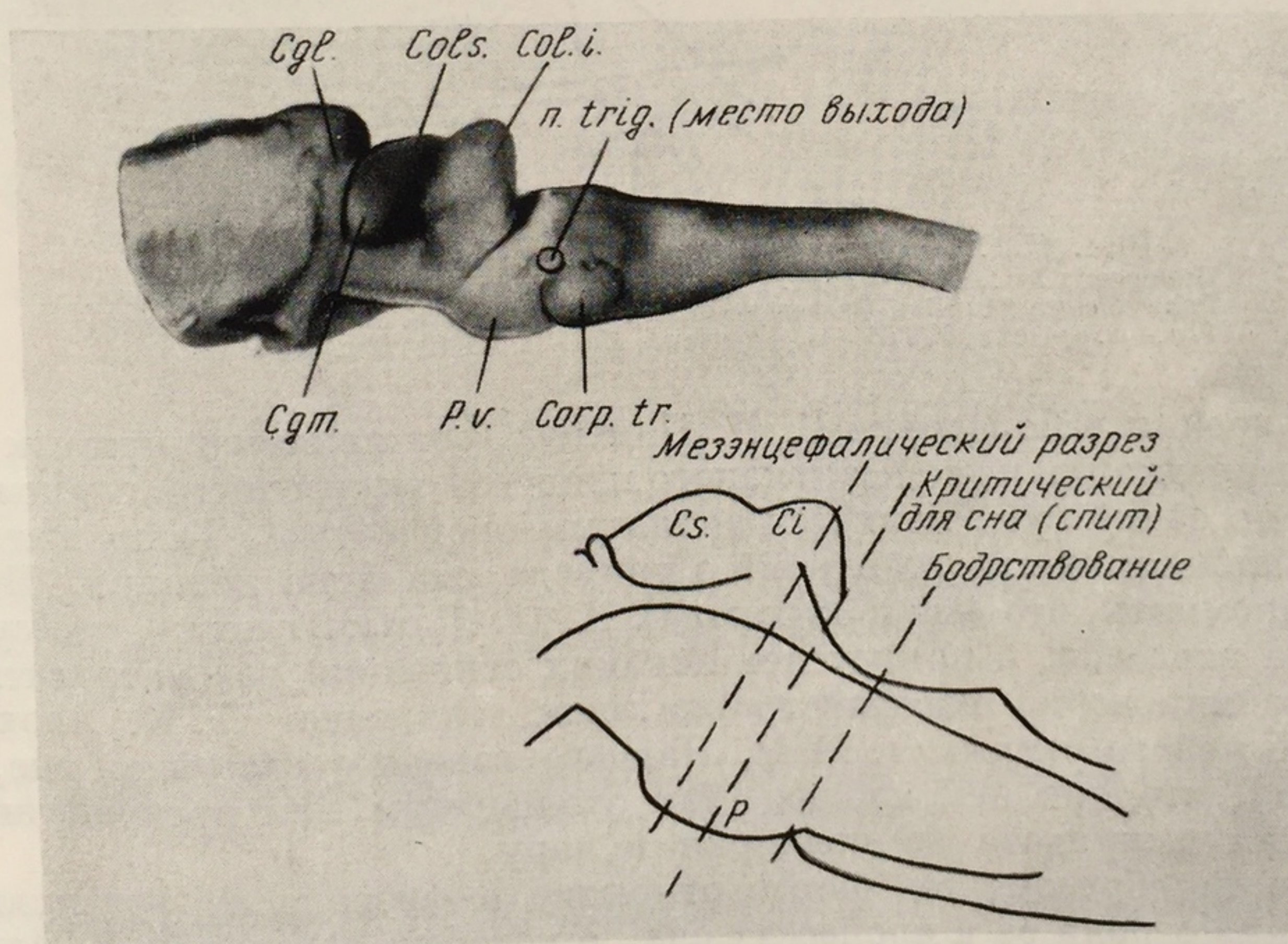


Рис. 151. К опытам Росси и Цирондоли.

данные не только не отрицают, а полностью подтверждают общую биологическую концепцию И. П. Павлова о природе сна, об активном и пассивном механизмах сна как корково-подкорковых отношений (рис. 157).

К сожалению, многие исследователи игнорируют положения учения И. П. Павлова о природе и механизмах сна, считая, что проведенные ими исследования опровергают взгляды И. П. Павлова. К таким иссле-



дователям относится П. К. Анохин, который в своем докладе на Международном коллоквиуме по электроэнцефалогарфии высшей нервной деятельности говорил: «Другое важнейшее разногласие состоит в различном понимании природы сна как явления нейрофизиологического характера. С точки зрения физиологии ретикулярной формации сон есть результат прекращения неспецифической активизации коры мозга со стороны ретикулярной формации ствола мозга. Он является пассивным следствием прекращения подачи энергии из подкорковых аппаратов в кору головного мозга, т. е. в значительной степени пассивным состоянием коры»<sup>1</sup>. Продолжая эту мысль, П. К. Анохин говорил: «Наоборот,

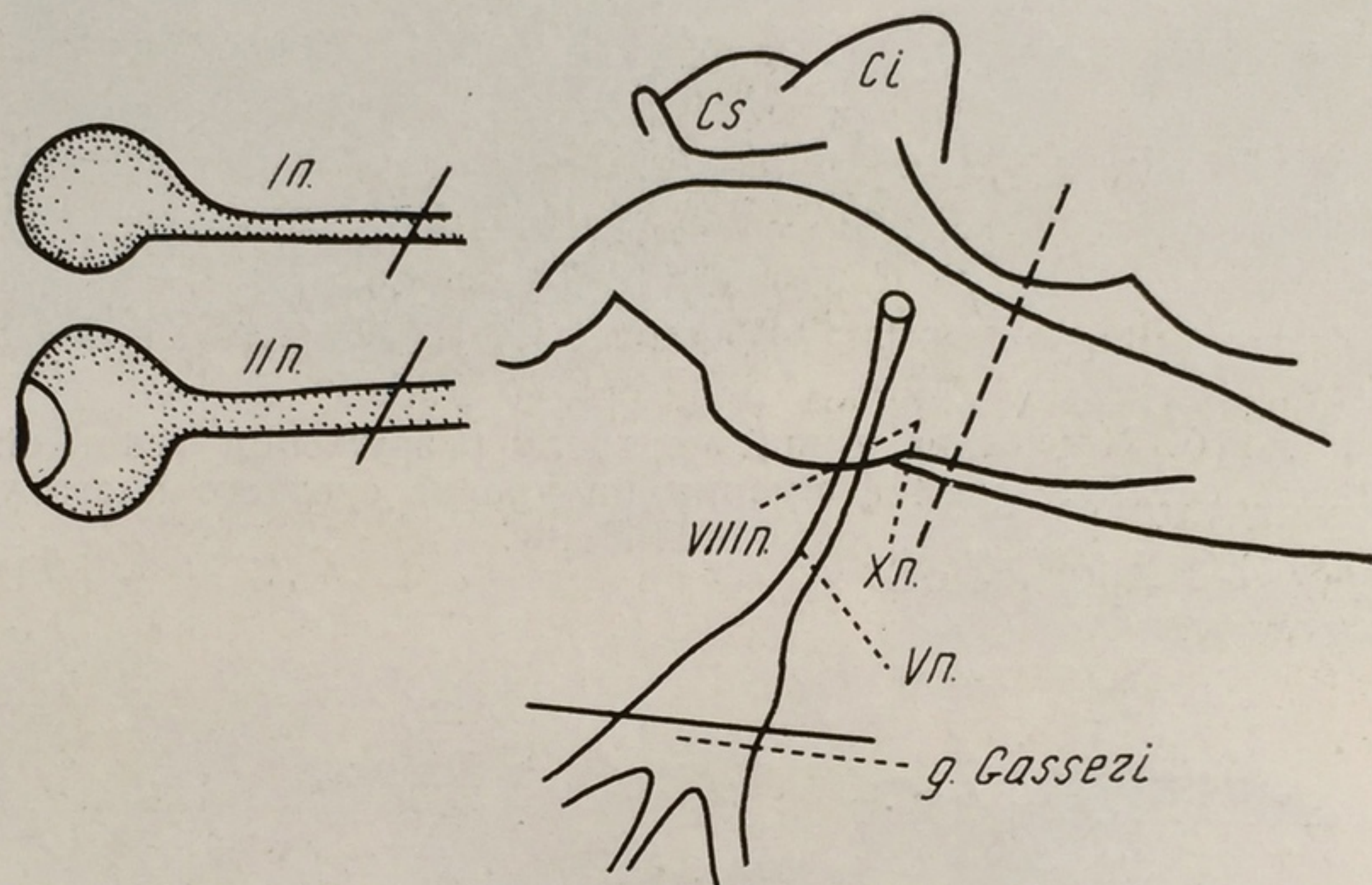


Рис. 152. К опытам Роже, Росси, Цирондоли (1956).  
Перерезка I n., II n., VIII n. и X n. не изменяет состояния бодрствования.  
Разрушение ganglion Gasseri вело ко сну препарата. In.—n. olfactorius;  
II n.—n. opticus; VIII n.—n. acusticus; X n.—n. vagus; V n.—n. trigeminus.

с точки зрения лаборатории И. П. Павлова, сон является прямым следствием иррадиации по коре активного процесса внутреннего торможения, т. е. он по самой сути является активным процессом»<sup>2</sup>. Такая интерпретация павловских представлений о природе сна явно неполна. Необходимо напомнить, что еще в 30-х годах И. П. Павлов считал, что существует два вида сна, а потому нет никаких оснований рассматривать процесс возникновения пассивного сна, как это делает П. К. Анохин, в качестве нового открытия. И. П. Павлов, говоря о пассивном сне, ясно указывал, что при нем наблюдается уменьшение или прекращение поступления импульсов из подкорки в кору.

Таким образом, то «новое открытие в физиологии ретикулярной формации» о роли ее в процессах сна, о которых говорит П. К. Анохин, полностью соответствует павловскому представлению о механизмах пассивного сна на нарушения корково-подкоркового взаимоотношения.

Современные экспериментально-физиологическое и клиническое наблюдения полностью подтверждают теоретическое представление И. П. Пав-

<sup>1</sup> П. К. Анохин. Соотношение коры и подкорковых аппаратов в условном рефлекс. Международное совещание по электроэнцефалогарфии высшей нервной деятельности в Москве 6—11 октября 1958 г. М., 1958, стр. 3 и 4.

<sup>2</sup> Там же, стр. 4.



лова о биологической природе и физиологических механизмах процессов сна как корково-подкорковых по своей сути.

Противоречивость результатов многочисленных современных исследований, направленных на установление локализации центра сна в определенной области мозга, лишний раз подтверждает слова И. П. Павлова о том, что «такое грубое представление о какой-то группе клеток, которые производят сон, когда другая группа производит бодрое состояние, — это физиологически противоречиво»<sup>1</sup>.

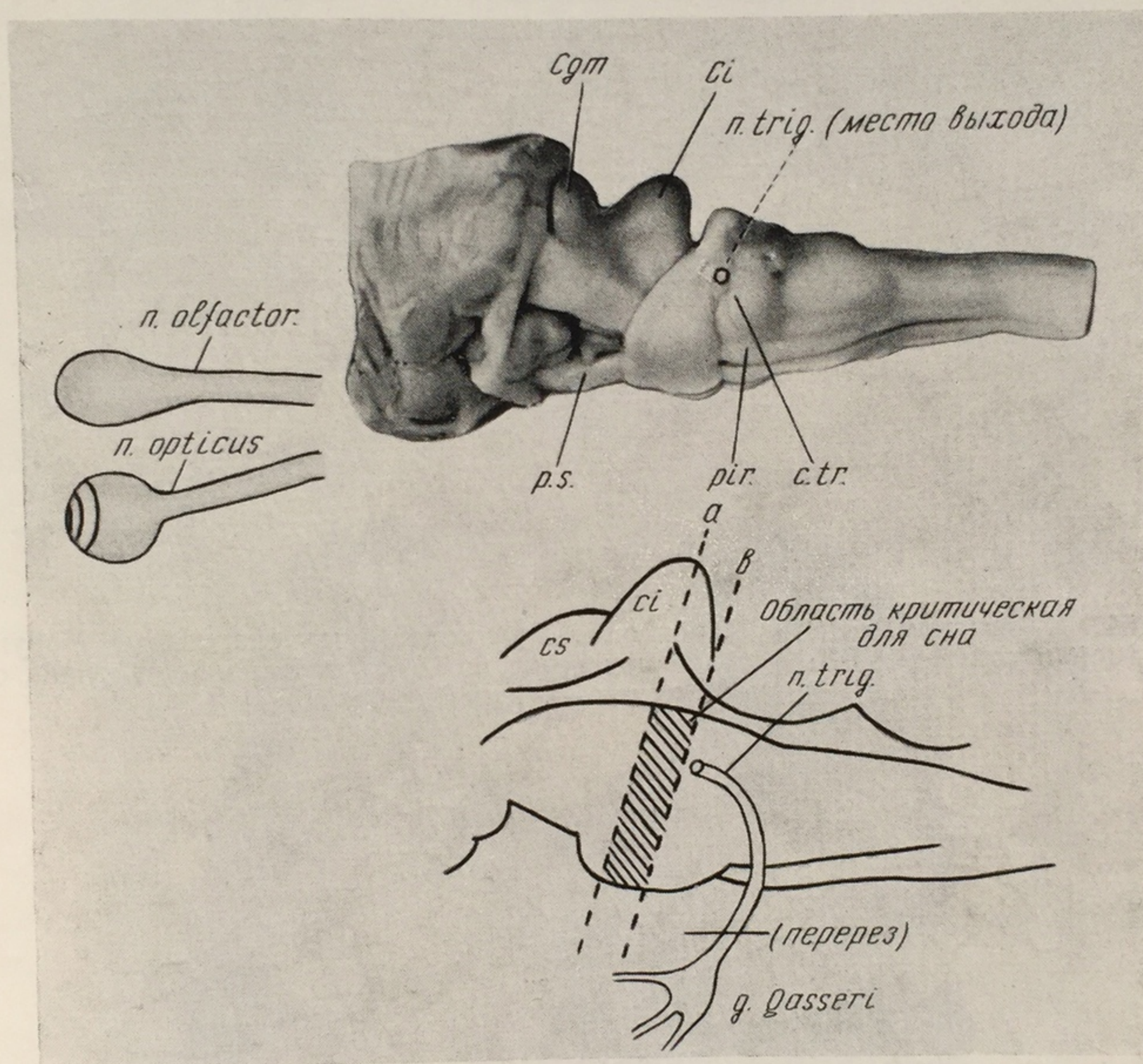


Рис. 153. К опытам Моруцци.

При одной и той же афферентации через *n. olfactorius* и *n. opticus* и при исключении влияния *n. trigeminus* два различных эффекта: сон при ростральной (а) перерезке и бодрствование — при среднемостовой (б).

Исследования Б. Н. Косовского и Е. Н. Космарской (1962) показали, что каждый момент сна характеризуется определенным гистологическим состоянием нервных клеток или сосудисто-капиллярной сети и т. д. Авторы установили, что по мере углубления сна хроматиновое вещество нервной клетки концентрируется вокруг ядра, которое уменьшается в размере. Такие изменения в клетках наблюдались в различных отделах мозга.

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 2. М.—Л., 1951, стр. 423.



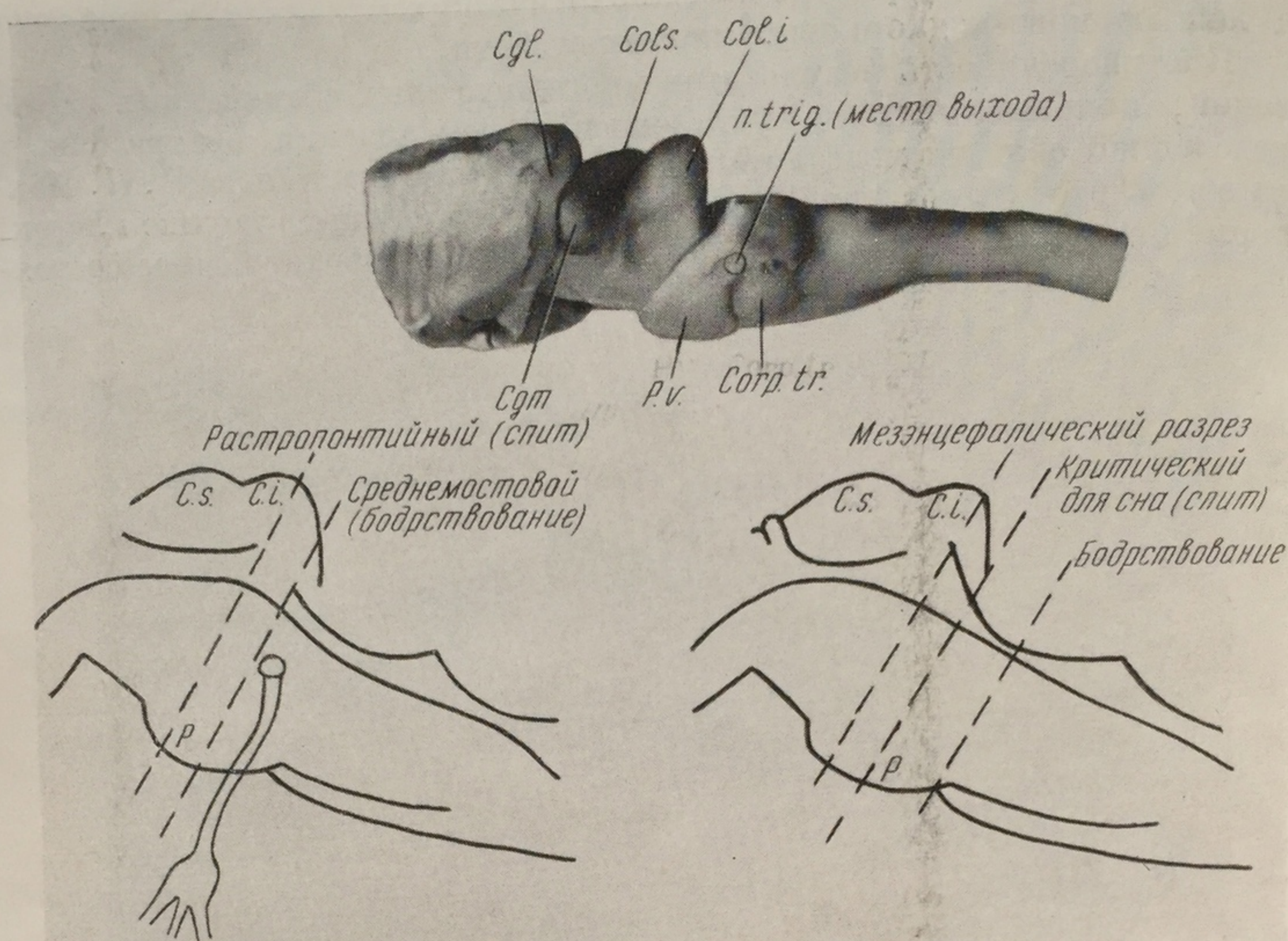


Рис. 154. К опытам Росси и Цирондоли. Предполагаемые разрезы по Моруцци. При одной и той же среднемостовой перерезке по Росси и Цирондоли кошка спит а по Моруцци — бодрствует.

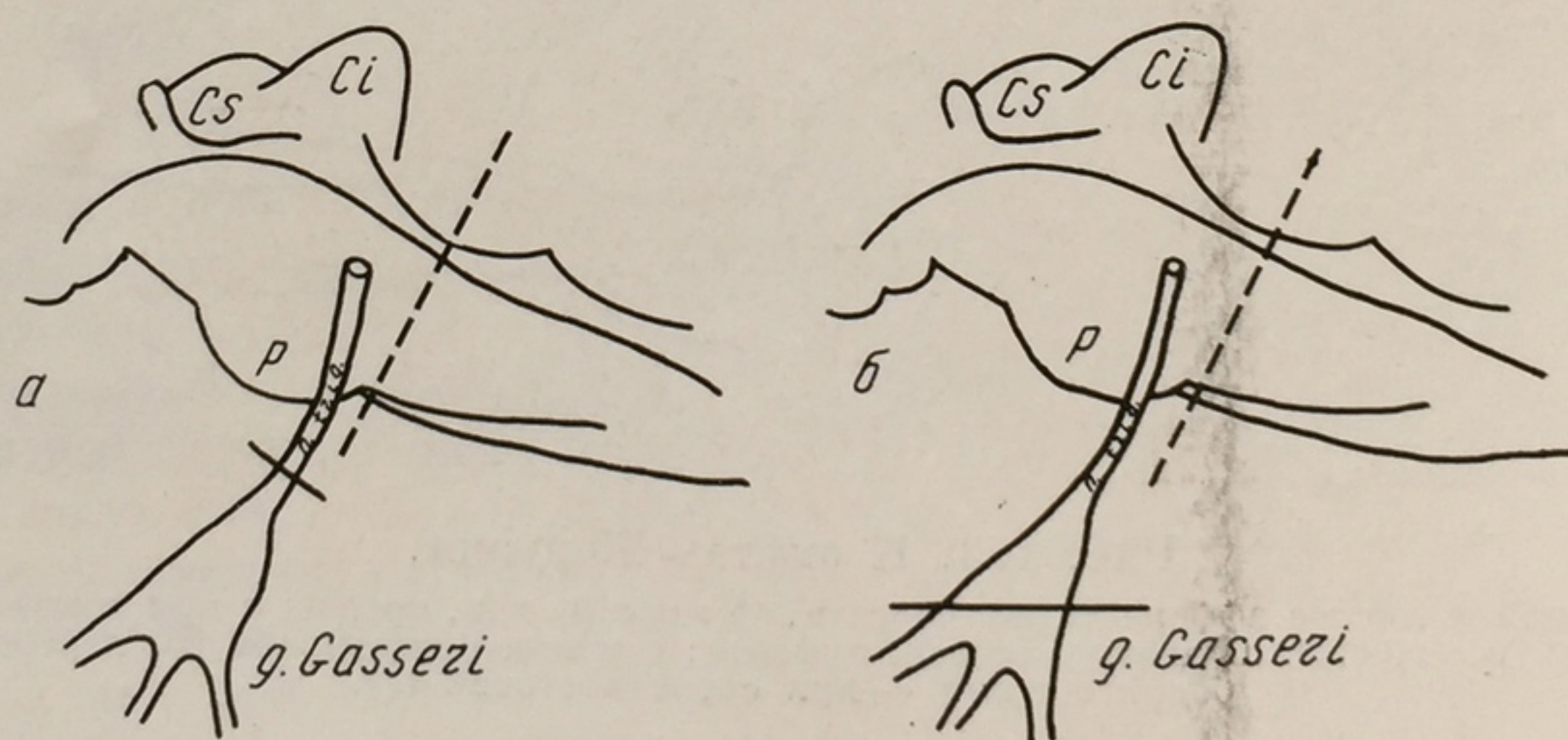


Рис. 155. Сопоставление данных: а — Моруцци и Роже; б — Росси и Цирондоли. При одних и тех же условиях, одинаковой афферентации (со стороны n. olfactorius и n. opticus) разрушение ganglion Gasserі по Роже, по данным Росси и Цирондоли ведет ко сну, а по данным Моруцци не ведет.

Игнорирование основных положений физиологического учения И. П. Павлова о полушариях мозга как грандиозном анализаторе как внешнего, так и внутреннего мира организма, о системе анализаторов, осуществляющих эти связи, и привело к переоценке роли ретикулярной



формации в деятельности мозга, к отрыву ее деятельности от работы анализаторов, распространению устаревших представлений о существовании «центра» сна в области III желудочка.

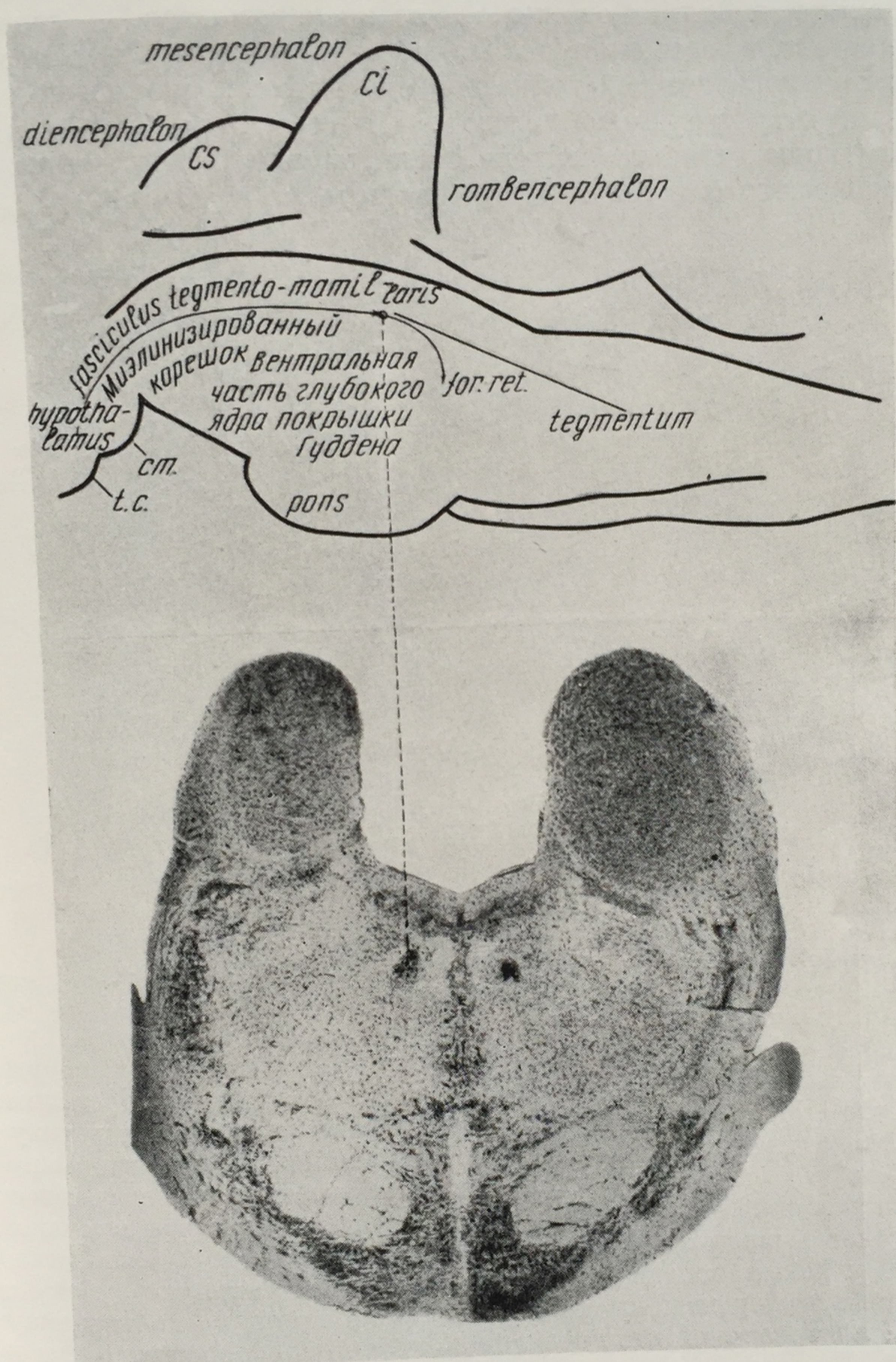


Рис. 156. По данным Коллинса (1954), обнаружена связь между сонным состоянием и степенью повреждения миелинизированного корешка.

Необходимо отметить, что в зарубежной неврологии увеличивается количество исследователей, считающих необоснованным объяснять сложные мозговые процессы деятельностью ретикулярной формации. Так,



например, известный клиницист Бремер (Bremer) считает, что ретикулярная теория регуляции не может объяснить ряд факторов, свидетельствующих об активном участии коры больших полушарий в формировании процесса бодрствования. «Ряд экспериментов, — пишет Бремер, — не оставляет сомнения в том, что активное вмешательство коры в процессы пробуждения действительно существует: существует корковое влияние на сетевидную формацию». От состояния биоэлектрической активности коры зависит электрическая активность всех нижележащих и периферических отделов нервной системы.

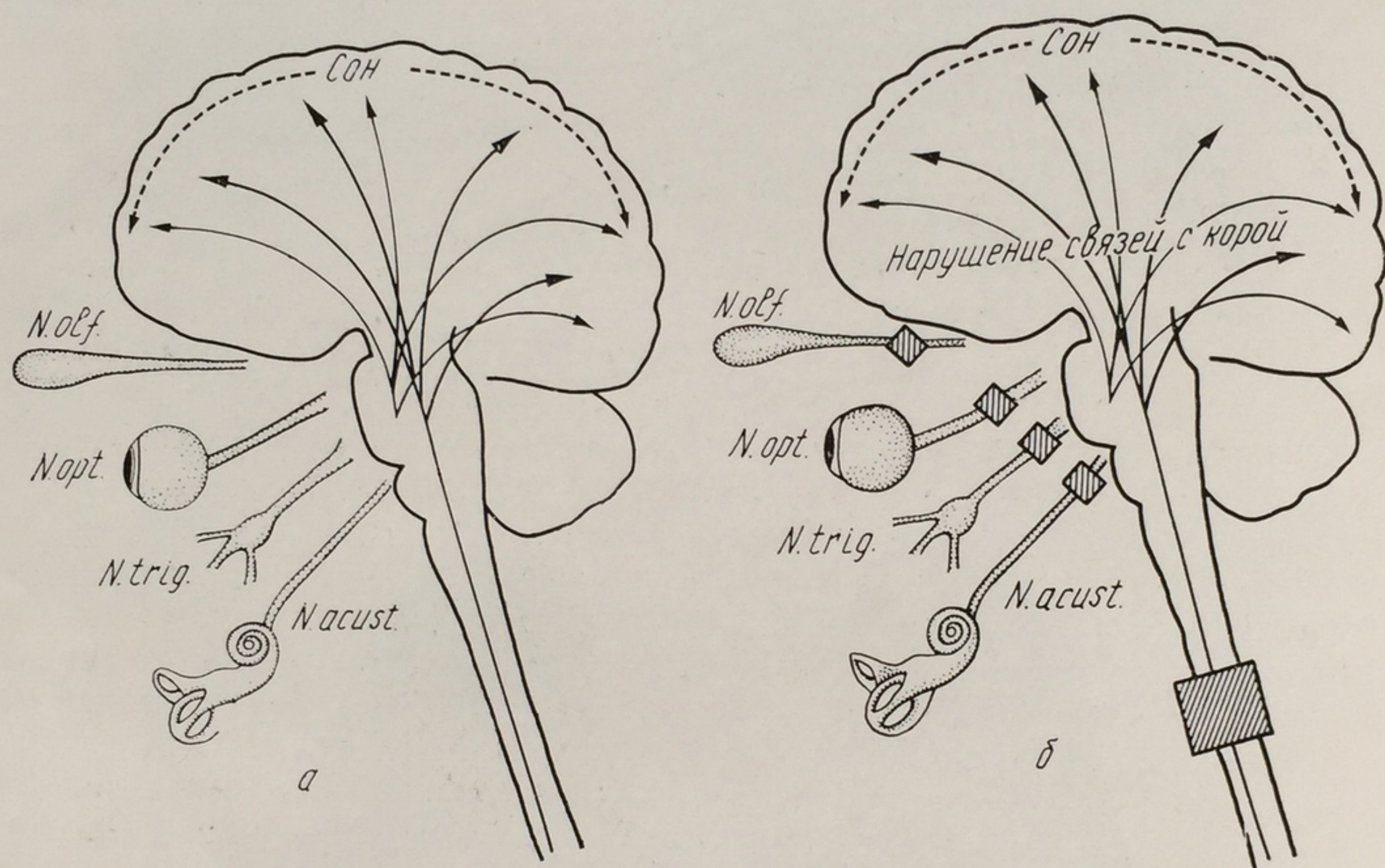


Рис. 157. Механизмы активного и пассивного сна (по Павлову).

а — сон активный как результат охранительного торможения клеток коры; б — сон пассивный как результат деафферентации коры.

Сулерак (Soulairaque) в работе «Физиологические основы сознания» и Жюзлен в труде «Физиологические основы бодрствования» считают, что субстратом сознания и бодрствования является ретикулярная система. Однако при обсуждении этих вопросов эти авторы высказывают ряд серьезных и важных возражений против самодавяющей роли ретикулярной формации. Сулерак указывает, что человек постоянно подвергается раздражениям со стороны внутренних органов, импульсы которых поднимаются к коре через ретикулярную субстанцию. Вегетативные эфференты имеют проекцию на кору, тесно связанную с соматической проекцией так, что можно говорить о проекции соматовисцеральной. Из мышцы импульсы передаются на нервную систему, часть этих импульсов достигает ретикулярной формации, усиливает ее активность, что служит для регуляции бодрствования. Мышечный тонус, — возможно, наиболее важная причина для поддержания бодрствования.

Несомненно существует гуморальная регуляция сна и бодрствования. Она осуществляется кровью. Некоторые механизмы такой регуляции известны. На уровне заднего отдела гипоталамуса находится нерв-



ная формация, активизирующая симпатическую систему. Известно, что симпатическая система активизируется одновременно с корой импульсами с периферии; ее влияние на межуточную часть надпочечников вызывает секрецию адреналина. В крови этот гормон принимает участие в регуляции активности гипоталамической ретикулярной формации, которая, таким образом, находится под двойным воздействием: одно воздействие прямое — нервный импульс, другое — вторичное, через гуморальный путь. Доказательством существования гуморального регулятора бодрствования является следующий орган. Если произвести разрез впереди от продолговатого мозга (оставляя ненарушенными сосудистые связи), периферический импульс не доходит до коры мозга. В то же время интравенозное введение адреналина по-прежнему усиливает активность корковых потенциалов.

Известно, что системы, передающие импульсы с органов чувств экстерорецепторов, проприоцепторов, отдают в мозг коллатерали ретикулярной формации, кроме того, они получают импульсы от четверохолмия, центрального серого вещества, подкорковых узлов, мозжечка и коры больших полушарий.

Поэтому прав Жюзлен, когда говорит: «Таким образом, уровень ретикулярной активности является прямой функцией известного количества афферентных импульсов». Установлено также влияние внутренней среды на активизирующую функцию ретикулярной системы. Импульсы идут к ней от хеморецепторов, гломкаротикуса, аорты, которые активизируют ретикулярную формацию во время изменения состояния внутренней среды (аноксия, гипоксия, изменения рН в крови, понижение гликогемии, изменение внутренней температуры). В то же время большое количество синапсов ретикулярной сети и густая сосудистая сеть делают ее очень чувствительной к химическим веществам.

К таким веществам относится аминазин, применяющийся при лечении шизофрении. Многие авторы пытались объяснить механику действия этого препарата его избирательным действием на ретикулярную систему и, в частности, на тормозящую функцию этой системы, которая «облегчает корковые процессы». Однако многочисленные эксперименты и клинические наблюдения показывают, что аминазин действует непосредственно и на кору (С. Д. Каминский и В. И. Савчук), что также подтверждается исследованиями методом меченых атомов. Так, например, по данным Д. Д. Федотова и С. Э. Шпилц, оказалось, что в мозгу аминазин распределяется в разных структурах различно, причем в коре полушария аминазина оказалось больше, чем в подкорковых образованиях и, в частности, в гипоталамусе. Это подтверждается и патоморфологическими наблюдениями, обнаруживающими изменения клеточных структур в верхних трех слоях коры под влиянием аминазина (Л. И. Ландо, Е. Левкович и др.).

Большой интерес представляют и факты, подтверждающие чувствительность клеток ретикулярной системы к таким продуктам метаболизма, как углекислота и др.

Успешное изучение проблемы локализации возможно только при условии комплексных исследований с использованием всех новейших методов клинических, морфологических и экспериментально-физиологических, биогистохимических исследований. Представители отдельных дисциплин (морфологи, клиницисты, физиологи, биохимики) в отдель-



ности не в состоянии разрешить вопросы локализации функций высших отделов центральной нервной системы. Больше того, отдельные противоречивые результаты исследований и вытекающие из них выводы нередко обусловлены односторонностью исследования, недооценкой одновременного анализа и синтеза многообразных физиологических и патофизиологических механизмов.

Правильное представление о проблеме локализации функции основывается на павловском физиологическом учении о связи конструкции с функцией. Важно подчеркнуть, что изучение эволюции нервной системы как в фило-, так и в онтогенезе подтверждает принцип взаимосвязи структуры и функций. Это положение выражается последовательным увеличением и усложнением первенства конечного мозга, который у низших позвоночных, как известно, имеет незначительные размеры, тогда как у высших далеко превышает по своим размерам все остальные части центральной нервной системы вместе взятые и является основным показателем эволюции нервной системы позвоночных.

У млекопитающих, особенно у высших, кора является структурной основой условнорефлекторной деятельности, а подкорковые образования — структурными механизмами безусловных рефлексов. Однако было бы неправильно из сказанного делать вывод о резком разграничении этих образований (коры и подкорки) в выполнении функций организма в определенных условиях окружающей среды.

Не только в отношении подкорки, но и с еще большим основанием в отношении коры нельзя говорить о резко ограниченных структурных образованиях как о «центрах» определенных функций. Абсолютной локализации функций в коре больших полушарий не существует, и это положение подтверждается опытом не только эксперимента, но и данными клиники. Эти наблюдения соответствуют как представлениям И. П. Павлова о сложной организации анализаторной системы — ядра и рассеянных элементов, так и морфологическим исследованиям И. Н. Филимонова о межуточных формациях в образовании корковых структур в эволюции. Кора больших полушарий состоит из образований чрезвычайно различного строения, начиная от примитивных формаций древней коры и кончая исключительно сложными по структуре формациями новой коры, что не подтверждает мнение эквипотенциализма корковых функций. В то же время наличие межуточных формаций не подтверждает воззрений узкого локализационизма.

И. П. Павлов, критикуя взгляды Лешли, утверждающего несущественность специфических архитектурных полей и областей коры для выполнения сложных функций, писал: «Таким образом утверждается оригинальное, но реально совершенно не представляемое положение, что именно более сложные деятельности прибора производятся без участия его специальных частей и главных связей, или, иначе сказать, что целый прибор как-то действует отлично от составляющих его частей»<sup>1</sup>.

В настоящее время не подлежит сомнению, что изучение проблемы локализации функций в головном мозгу должно базироваться на основных принципах учения И. П. Павлова — принципе детерминизма в объяс-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание сочинений. Т. 3, кн. 2. М.—Л., 1951, стр. 174.



нении психических процессов, принципе анализа и синтеза этих процессов в корковых концах анализаторов и принципе приурочивания динамики мозговых процессов к структуре мозга.

При этом нужно учитывать, что анализаторы как органы адекватного отражения внешней среды в эволюции формировались и совершенствовались под влиянием ее воздействия. Следует учесть, что функциональное значение отдельных анализаторов у разных животных различно; это стоит в зависимости от истории их развития и условий их внешней среды. Так, например, двигательный анализатор по структуре и функции в общем сходен у всех млекопитающих, но в то же время имеет особенности, присущие каждому представителю в отдельности. Нельзя забывать, что корковые концы анализаторов в онтогенезе формируются в различные сроки.

И. П. Павлов придавал особо важное значение изучению топографии корковых концов анализаторов, внося некоторые изменения в прежние представления об их локализации и границах. Он писал: «Как показали и наши опыты, прежние границы (анализаторов СС) неправильны. Пределы анализаторов гораздо больше и они не так резко разграничены друг от друга, но заходят друг за друга, сцепляются между собой. Конечно, точно определить, как расположены анализаторы в больших полушариях и как и зачем они заходят друг в друга — это очень большая и трудная задача»<sup>1</sup>.

На данном этапе изучения концевых отделов анализаторов необходимо изучить их структурные особенности и, в частности, особенности синаптических связей и разветвлений дендритов.

Важно также уточнить структурные связи между анализаторами и правильно оценить их физиологическое значение, а также электроэнцефалографические исследования, раскрывающие сложные механизмы возбуждения и торможения локализации функции в высших отделах центральной нервной системы.

Для этого необходимо использовать новые гистологические и биогистохимические методы исследований, а также изучение локализации функций в онтогенезе и филогенезе.

Необходимо также отметить, что успехи современной неврологической и психиатрической клиники в изучении проблемы локализации функции в значительной степени зависят от того, насколько клинические наблюдения базируются на физиологическом учении И. П. Павлова.

---

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание трудов. Т. 3. М.—Л., 1949, стр. 175.



## НЕКОТОРЫЕ МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ В ИЗУЧЕНИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Успехи современного естествознания расширяют наши представления об окружающем нас мире, вооружают человека новыми средствами борьбы за подчинение окружающей природы человеку.

В области познания структуры и функции мозга — этой «наивысшей формы организованной материи» (Ленин) — современное естествознание также достигло значительных успехов. Эти успехи специалисты в области психоневрологии, физиологии, психологии используют не только в практике, но и для борьбы против идеалистических и реакционных философских концепций, особенно в понимании основной проблемы взаимоотношения материи и сознания. С развитием естествознания все больше и больше увеличивается число последователей материалистического монизма, признающих мозг как орган мышления и сознания.

Создание теории условнорефлекторной деятельности, представление об анализаторах, о первой и второй сигнальной системе, установление закономерностей сложных механизмов структуры и функций и их взаимосвязи на основе принципа единства организма и среды обеспечили дальнейшие успехи изучения синтетической деятельности мозга. Методология диалектического материализма способствует познанию объективных закономерностей сложных процессов мозговой деятельности.

Среди этих достижений значительное место занимает изучение сложных морфофизиологических отношений отдельных образований, о значении изучения которых говорил И. П. Павлов. «Разве все эти многочисленные вариации в устройстве отдельных участков коры — без определенного динамического значения!?» — спрашивал он и категорически отвечал: «... все открываемые подробности конструкции рано или поздно должны будут найти свое динамическое значение»<sup>1</sup>.

Исследования, посвященные структурным образованиям коры больших полушарий мозга человека в видовом и индивидуальном развитии, произведенные коллективом Института мозга АМН СССР, не подтвер-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Избранные произведения. Т. III, ч. 2. 1951, стр. 169.



дили наличие индивидуальных различий в области соотношения борозд и извилин и в строении архитектурных формаций, которые были бы сколько-нибудь типичны для той или другой расы (С. А. Саркисов, И. Н. Филимонов, Л. А. Кукуев)<sup>1</sup>.

Экспериментально-морфологические исследования на животных и человеке с использованием метода условных рефлексов, данные электроэнцефалографии позволяют устанавливать закономерности работы всего мозга в целом и отдельных его образований в динамике. Познаются механизмы отдельных процессов высшей нервной деятельности в норме и патологии, субстратом которых являются определенные структурные образования мозга и особенно система анализаторов. Однако выводы, полученные в результате экспериментов на животных, должны с большой осторожностью использоваться для раскрытия и понимания нервной деятельности человека. И. П. Павлов подчеркивал, что нельзя использовать целиком данные об условных рефлексах, полученные на собаках, для объяснения закономерностей высшей нервной деятельности человека. Создание им учения о второй сигнальной системе подчеркивало отличие человека от животных.

На современном этапе задача исследователя заключается в установлении роли этих областей в механизмах образования временных связей первой и второй сигнальной системы, в определении влияния закономерностей общественно-исторического развития на возникновение второй сигнальной системы. Последняя задача вытекает из того, что мозг человека есть не только природно-биологический, но и общественно-исторический продукт развития материи.

За последнее двадцатилетие получено значительное количество экспериментальных фактов о физиологическом значении подкорковых и стволовых образований мозга и о влиянии этих образований на кору больших полушарий. Они раскрывают сложные координационные механизмы совместной деятельности чувств.

Эволюционное изучение развития мозга показывает, что совершенствованию форм поведения, усложнению анализа и синтеза получаемых организмом раздражений соответствует сложность строения коры большого мозга, подкорковых и стволовых образований. При этом носителем ведущих высших форм поведения является в первую очередь новая кора, резко возрастающая по своим размерам и усложняющаяся по своему строению; древняя кора и старая кора являются уровнями менее высокой интеграции функций мозга. Еще более низкий уровень интеграции представляют подкорковые образования, в том числе и ретикулярная формация. Однако последняя у человека структурно и физиологически отличается от таковой у животных своими связями с новой корой. Разрушение или повреждение ретикулярной формации, блокирующей поступление из периферии в подкорку и кору мощных импульсов, может привести к нарушениям деятельности, к нарушению высшей нервной деятельности, в том числе и сознания. Установление клинических проявлений нарушения ретикулярной формации у человека — первостепенная задача физиологов, патофизиологов и врачей. Однако было по меньшей мере наивно на основании неполноценно проведенных

<sup>1</sup> С. А. Саркисов, И. Н. Филимонов. Советская невропатология, психиатрия и психогигиена, 1935, т. IV, в. 7.



экспериментов на животных рассматривать ретикулярную формацию как супракортикальный уровень интеграции высшей нервной деятельности. Нельзя также забывать замечательные слова клинициста Джексона: «Локализовать поражения, приводящие к расстройству речи, и локализовать речь — это не одно и то же».

В одной из дискуссий Лешли заявил: «Я не убежден любым представленным здесь доказательством, что ретикулярная система более тесно связана с сознанием, чем другие части мозга. Она может служить активизирующим агентом для коры, но это все, что можно приписать ей сегодня. Процесс сознания обладает ложностью и специфичностью организации и не совместим с диффузными функциями, свойственными сетевидной формации». Далее он утверждал, что организация нервного процесса, лежащая в основе восприятия и, в частности, внимания, имеет корковую, а не подкорковую природу.

Бремер также считает, что сознание есть продукт деятельности всего мозга и не может быть локализовано в какой-либо его определенной структуре.

Необходимо отметить, что последователи теории психоанализа Фрейда пытаются использовать воззрения о ведущей роли ретикулярной субстанции в поведении для обоснования своих взглядов о глубинных, подкорковых механизмах поведения людей.

На 76-й годичной конференции Американской ассоциации неврологов в 1953 г. при обсуждении доклада известного канадского нейрохирурга Пенфилда о так называемой центрэнцефалической системе один из участников конференции Кюби (Kubie) заявил, что он чувствует, как тени Гарвея Кушинга и Зигмунда Фрейда пожимают друг другу руки в честь столь задержавшегося слияния психоанализа с современной неврологией и нейрохирургией и что Пенфилд, вероятно, «сам поражен тем, какую роль совершенно неожиданно он сыграл».

Однако и Пенфилд в последние годы стал высказываться против использования результатов его исследований в обоснование антинаучных воззрений Фрейда. В одном из своих писем Пенфилд пишет, что центрэнцефалическая интегрирующая система никоим образом не снижает значение коры головного мозга. Она только объясняет, как эти наиболее важные корковые области могут координировать и работать совместно. С точки зрения В. Пенфилда, абсурдно считать, что подкорковый интегрирующий механизм умаляет в какой-либо мере важность вкладов, сделанных И. П. Павловым.

Локализуя процессы сознания в подкорковых и стволовых отделах мозга, последователи фрейдизма, исходя из взгляда о примате подсознательного в психической жизни человека и в жизни общества, пытаются доказать, что поведение человека определяется не социальными условиями, а «разрушительными инстинктами», которые существуют в самом человеке, в его мозгу, в его подсознании (в подкорковых образованиях), и не связаны ни с какими условиями жизни.

Важно подчеркнуть, что эти взгляды о примате подкорковых и стволовых образований в поведении животных и человека не имеют научных обоснований и противоречат современным научным представлениям об эволюции центральной нервной системы, о роли и месте коры и подкорковых образований в безусловной и условнорефлекторной деятельности организма и его взаимосвязи с окружающей средой.



Возникновение новой науки кибернетики — основы современной автоматике — оказывает влияние на развитие многих наук, в частности, на физиологию, на изучение регуляционных процессов организма. Вместе с тем изучаются возможности закономерностей структур и функций высших отделов центральной нервной системы для развития кибернетики. В этих областях достигнуты значительные успехи, но еще заманчивы и значительны перспективы кибернетической науки во всех областях науки и практики. Этот вопрос обсуждается не только физиологами, биологами, но и философами. Большинство исследователей стоит на правильных методологических позициях, не отождествляя деятельность мозга со сложными автоматическими процессами кибернетических установок. Общим между высшей нервной деятельностью и работой самого сложного кибернетического устройства является то, что деятельность того и другого осуществляется при помощи сигнала. Однако нельзя забывать, что сигнал, распространяющийся по нервным образованиям (нервный импульс), и сигнал в автоматическом устройстве качественно различны по своей природе, являясь носителями различных видов энергии. Распространение нервного импульса зависит от меняющегося во времени функциональной подвижности нервного субстрата, изменяющегося по ходу функционирования, что убедительно было показано школой Введенского—Ухтомского. Распространение же сигнала в автоматической установке происходит по постоянному неизменяющемуся субстрату. Игнорирование диалектики взаимодействия раздражителя и субстрата при использовании принципов кибернетики в изучении сложных биологических процессов, в частности в изучении высшей нервной деятельности, приводит к механицизму. Нельзя забывать, что последнее есть следствие неправомерного распространения понятия из области науки в другую, более сложную, где они неприменимы или их применение допустимо частично при учете специфики рассматриваемого вопроса. Используя достижения теоретической и практической кибернетики, надо помнить замечательные слова Ф. Энгельса: «Мы, несомненно, „сведем“ когда-нибудь экспериментальным путем мышление к молекулярным и химическим движениям в мозгу; но разве этим исчерпывается сущность мышления?»<sup>1</sup>.

Винер (Wiener) в своей замечательной книге пишет: «Достоинно внимания, что нервные системы человека и животных, способные, как известно, совершать такие же действия, как и вычислительная система, содержать элементы, идеально приспособленные для того, чтобы действовать в качестве реле. Речь идет о так называемых нейронах и нервных клетках. Хотя под действием электрических токов они обнаруживают довольно сложные свойства, их обычное физиологическое действие очень хорошо соответствует принципу „все или ничего“, т. е. они либо находятся в покое, либо будут возбуждены; проходят через ряд изменений, природа и деятельность которых почти не зависит от раздражителя»<sup>2</sup>. В этих словах Винера содержится обоснование для идентификации работы мозга с кибернетической установкой. Мы не будем останавливаться на правомерности сравнения деятельности нейрона с действием реле, хотя нужно заметить, что ни одно самое совершенное реле не

<sup>1</sup> Ф. Э н г е л ь с. Диалектика природы. М., 1955, стр. 197.

<sup>2</sup> Н. В и н е р. Кибернетика. М., 1958, стр. 152.



имеет такого множества контактов, какими обладает нейрон мозгового вещества. Важно отметить, что Винер основывает свои взгляды из принципа «все или ничего», который, как выявили тщательные физиологические исследования, оказался частным фактом, зависящим от методики процесса, не характеризующим ответную деятельность нервного субстрата. Нельзя также согласиться с Винером в недооценке роли раздражителя. Значение создания Винером новой науки кибернетики для изучения мозга заключается в том, что она позволит разработать более тонкие методики изучения высшей нервной деятельности, что созданные на ее основе установки позволят более точно исследовать количественный состав (различные нейроны) различных образований мозга.

За последнее время в научной и популярной литературе по кибернетике и бионике широко распространились взгляды о возможности уточнения механизмов функционирования нервной клетки, используя различные модели нейронов. Несомненно, развитие исследований по созданию моделей нейронов сыграет большую роль в конструировании сложных кибернетических устройств. Однако возможности использования этих моделей для понимания деятельности нейрона весьма относительны. Нельзя забывать, что существующие модели нейрона отличаются от живой клетки следующими важными тремя признаками: 1) отсутствием обмена веществ, 2) отсутствием функциональной лабиальности живого вещества, 3) отсутствием точной адаптации к изменениям окружающей клетку среды. Только модель нейрона, учитывающая эти три свойства, может быть до какой-то степени идентифицирована с живым нейроном. Поэтому конструирование таких моделей должно учитывать эти особенности живой клетки.

В нашу эпоху, несмотря на новые успехи в изучении структуры и функции мозга, продолжается борьба между учеными — последователями диалектического материализма и учеными, поддерживающими в той или иной форме идеализм. Особенно эта борьба мнений выявляется при обсуждении сущности «духовной жизни», сознания и мышления человека. В то же время ученым — последователям диалектического материализма иногда приходится вести борьбу с проникновением в естествознание идей вульгарного материализма, которые трактуют сознание, мышление человека как продукты выделения мозга наподобие выделения желчи печени. Им также приходится вести борьбу против дуалистических концепций, получивших широкое распространение в неврологии и поддерживаемых нередко крупными исследователями этой науки.

Не так давно знаменитый английский невролог Шеррингтон открыто отстаивал религиозно-мистические взгляды на работу мозга, на сущность психики человека. По его мнению, механизмы мозговой деятельности пускаются в ход и действуют благодаря какому-то психическому принципу, существующему вне мозга, познание законов которого является не делом науки, а предметом «естественной теологии». Функции мозга, по Шеррингтону, не имеют отношения к познанию, к мышлению, и поэтому эти процессы выходят за пределы науки.

Современный известный американский невролог Бейли (Bailey) в статье «Место души» также пропагандирует идеалистические взгляды о сознании, душе. В начале статьи автор делает обзор различных представлений о локализации «души». Цитируя энциклику Пия XI, в которой утверждается, что человек обладает «бессмертной душой», Бейли



подчеркивает: «Это положение (о бессмертной душе) является фундаментальной аксиомой для нашей западной цивилизации. Поэтому мы должны тщательно рассмотреть этот вопрос»<sup>1</sup>. Излагая мнение Св. Августина о том, что душа находится в каждый момент в любом участке тела человека, он пишет, что «если бы святой Августин ожил сегодня, он мог бы повторить, что, несмотря на большие успехи науки, не имеется доказательства, что душа имеет вместилище и локализована где-то в теле»<sup>2</sup>. «Можно повторить за Фрейдом, — говорит Бейли, — что это проблема будущего», и повторяет слова Шеррингтона: «Действительно, какое право мы имеем исследовать психику при помощи физиологии? Мы не имеем такого научного права»<sup>3</sup>.

Один из современных видных представителей нейрофизиологии Экклс, известный своими тончайшими исследованиями физиологии клеточных элементов центральной нервной системы, считает, что Шеррингтон, Эдриан и др., доказывая существование связей между определенными явлениями мозга и находящимся вне мозга «духом», не указывали, как эта связь осуществляется. Экклс делает дополнение к взглядам этих ученых, считая, что связь сознания с мозгом происходит только при определенных состояниях «материальной энергетической системы коры», когда «дух действует на мозг, механически передвигая и сближая» межнейрональные связи. Экклс считает первоочередной задачей определить место нервной ткани, где «дух» входит в мозг. Он считает, что субстратом влияния «духа» на «тело» является единица ткани, приближающаяся к величине синаптического узла. Эти идеалистические воззрения на взаимоотношения мозга и души Экклса не новы и не оригинальны. Они почти не отличаются от взглядов Декарта (Descartes), который в XVII веке полагал, что «дух» механически передвигает маленькую железу — *gl. pinealis* — вместилище души, расположенную в глубине мозга, от которой зависит поведение человека.

Оценивая взгляды Шеррингтона или современных исследователей, таких, как Экклс, Бейли и др., следует вспомнить замечательные слова Энгельса о том, что «... эмпирическое презрение к диалектике наказывается тем, что некоторые из самых трезвых эмпириков становятся жертвой самого дикого из всех суеверий — современного спиритизма»<sup>4</sup>.

Известный американский невролог Геррик правильно полагает, что серое вещество нервных центров мозга состоит, помимо нервных клеток, из чрезвычайно густого переплетения нервных нитей (нейрофибрилл). Но при этом Геррик считает, что, хотя эти волокна и связаны с отростками клеток, они, однако, имеют самостоятельное значение. Примечательно то, что Геррик рассматривает эту нервную сеть, заполняющую пространство между нервными клетками, как материальный субстрат психических функций мозга! «Нейрофибриллы», по мнению автора, обладают способностью к самовозбуждению и к спонтанной активной деятельности, независимой от воздействия на организм внешних раздражений.

<sup>1</sup> P. Bailey. The seat of the soul. Perspect. in Biology and Medicine. Chicago, 1959, 2, 4, 417 — 440.

<sup>2</sup> Там же.

<sup>3</sup> Там же.

<sup>4</sup> К. Маркс, Ф. Энгельс. Сочинения. Изд. 2-е. М., 1961, т. 20, стр. 382.



Несомненно, взгляды Геррика должны быть охарактеризованы как разновидность психоморфологизма, основанные на механистическом понимании значения отдельных элементов мозга в аналитической и синтетической его деятельности.

В современной психоневрологии встречаются взгляды и концепции, открыто признающие ведущую божественную роль в деятельности мозга. Следует подчеркнуть, что в современной науке о мозге наряду с многообразными формами дуализма, под которыми, как писал И. П. Павлов, «чувствуется, несмотря на все научно-приличные оговорки, все тот же дуализм с анимизмом, непосредственно разделяемый еще массой думающих людей, не говоря о верующих», имеет место и открытое признание ведущей божественной роли в деятельности мозга.

На одном международном психоневрологическом конгрессе предметом обсуждения были, между прочим, и успехи изучения тончайших структурных, физиологических и гистохимических механизмов мозговой деятельности. Один из ведущих представителей зарубежной психиатрической науки Римке, подчеркнув в своем выступлении большое значение представленных нами данных, объявил себя приверженцем дуализма и даже плюрализма. Выступление он закончил следующими словами: «В заключение в качестве аллегории я хотел бы, чтобы вы подумали о каком-нибудь ученом в расцвете сил и красоты, который в своей лаборатории обнаружил небольшие изменения в гамма-глобулинах — красивую синюю линию в спектре сыворотки крови или в замечательных формациях дендритов, подобных росе на деревьях ранним утром. Ученый сказал бы мне без сарказма: „Вы видите!“ Я бы ответил: „Ну и что, мой коллега? Почему божественное прикосновение не отражается на всех функциях организма?!“»

Наш ответ был таков: «Конечно, можно высказывать подобные мысли... Однако это уже не область научных дискуссий, а область мистики, где, как известно, отсутствуют научно обоснованные факты и мотивы».

Успехи современной морфологии и физиологии, биофизики и биохимии и других наук, используемых для изучения мозга, эволюционный аспект изучения последнего в значительной степени способствуют раскрытию сложных закономерностей психической деятельности, тонких и интимных механизмов природы высшей нервной деятельности (в норме и патологии). Однако эти исследования о материальной основе психики не могут полностью разрешить основной философский вопрос о соотношении материи и мышления, сознания. Этот вопрос является прежде всего философским вопросом, и правильное решение его не может быть подменено созданием концепции какой-либо отдельной биологической дисциплиной. Подобные попытки имелись в развитии философии и естествознания. Они, как правило, приводили к упрощенству и вульгаризации этой важной проблемы.

В. И. Ленин в своей книге «Материализм и эмпириокритицизм», критикуя высказывания Дицгена о том, что чувственное представление материально, что дух не больше отличается от стола, света, звука, чем эти вещи друг от друга, что мысль и материя действительны, т. е. существуют, говорит: «Это верно. Но назвать мысль материальной — значит сделать ошибочный шаг к смешению материализма с идеализмом»<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> В. И. Ленин. Сочинения. Изд. 4-е. Т. 14, стр. 231.



Как бы глубоко наука ни проникала в структурные и функциональные особенности мозга, нельзя свести к ним сущность сознания, которая познается через отношение нервно-мозговых процессов к отображаемым в мозгу предметам и явлениям социальной действительности. Объяснение сущности сложных мозговых явлений физико-химическими процессами является разновидностью взгляда вульгарных материалистов [Бюхнер, Фогт, Молешот (Moleschott) и др.] и их современных последователей (бихевиористов), объясняющих всю сознательную человеческую деятельность вариациями условных и безусловных рефлексов. В то же время нужно согласиться с известным учеником И.П. Павлова П.С. Купаловым, который пишет: «В настоящее время при современном состоянии физиологии мало сказать, что сознание есть функция мозга, с этим согласен и стоящий на дуалистических позициях Шеррингтон. Надо думать о том, какая это функция. А между тем приходится находить только определения, из которых вытекает, что будучи функцией мозга, сознание может затем существовать как-то самостоятельно, отдельно и даже влиять на физиологические процессы»<sup>1</sup>.

Новейшие биохимические, гистохимические, физико-химические исследования показывают, что материя живых организмов «обладает какими-то новыми, неизвестными нам физико-химическими свойствами, определяемыми взаимодействиями высокоорганизованных молекулярных структур» (Н.Н. Семенов). Это положение верно и по отношению к мозгу — органу мысли, сознания. Нет сомнения в том, что учение высшей нервной деятельности, обогащаемое современными успехами физики, химии и электроники, вооружаемое новыми методами изучения основных свойств структуры и функции мозга, открывает путь познания наиболее интимных механизмов мозговой деятельности.

Изучение неизвестных нам до сих пор молекулярных свойств белков, нуклеиновых кислот и др. позволяет в дальнейшем понять тончайшие механизмы обмена веществ, ферментов, мышц, мозга и открывает новые возможности раскрытия закономерности тончайших биологических процессов мозга.

Уже в настоящее время советские и зарубежные исследователи находят новые физико-химические качества белков и нуклеиновых кислот и др. Советский ученый Блюменфельд открыл новые магнитные свойства дезоксирибонуклеиновой кислоты и комплексов нуклеиновых кислот с белками, т. е. веществ, которые, по-видимому, играют исключительную роль в тонких биологических процессах. У дезоксирибонуклеиновых кислот обнаружены диэлектрические постоянные в тысячи раз больше, чем у известных органических веществ. Вероятно, как полагают физики, эти магнитные и электрические свойства как-то связаны друг с другом.

Связь между главным биологическим процессом и магнитными свойствами указывает на принципиальное значение магнитных свойств нуклеинопротеинов в высших формах биологических процессов. Основываясь на данных этого направления исследований, на изысканиях и

<sup>1</sup> П.С. Купалов. Учение о рефлексе и рефлексорной деятельности и перспективы его развития. Институт философии АН СССР. М., 1962.



открытиях новых физико-химических свойств комплексных белковых и нуклеиновых кислот в процессах центральной нервной системы, мы уверены в том, что открываются новые пути и возможности дальнейшего проникновения в познание механизмов наиболее интимных процессов высшей нервной деятельности.

Диалектико-материалистическая направленность в этих научных изысканиях обеспечивает подлинно материалистическую интерпретацию основных закономерностей биологических и физиологических процессов структуры и функции мозга против мистических и идеалистических воззрений, с одной стороны, против упрощенческих воззрений в этих вопросах, с другой стороны; вместе с тем мы являемся свидетелями того, как новые успехи в науке о мозге еще больше обогащают вопросы марксистско-ленинской философии и прежде всего основной гносеологический вопрос — о первичности материи и вторичности сознания.

Именно поэтому теперь больше, чем когда-либо, мы прислушиваемся к прекрасным и истинным словам программы КПСС о том, что «в век бурного развития науки еще большую актуальность приобретает разработка философских проблем современного естествознания на основе диалектического материализма как единственного научного метода познания».



## ЛИТЕРАТУРА

### а) Отечественная

- Абдуллаходжаева М. Распределение некоторых белковых веществ в микроструктурах кожно-двигательного анализатора кролика в онтогенезе. Реферат канд. диссертации. М., 1960.
- Абовян В. А., Глезер И. И. и Мохова Т. М. Структура центральной и переходных зон коркового конца слухового анализатора человека в процессе онтогенеза. Тезисы научной конференции на тему: «Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе». М., 1959, стр. 3—5.
- Адрианов О. С. К вопросу о морфофизиологических особенностях корковой ядерной зоны двигательного анализатора. Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова, 1952, II, 3, 358—372.
- Адрианов О. С. Морфофизиологическое исследование путей взаимодействия анализаторов в процессе условнорефлекторной деятельности. IX съезд Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов. Т. I. Тезисы докладов. М. — Минск, 1959, стр. 14—15.
- Адрианов О. С. Двигательно-оборонительные рефлексy у собак после разобщения корковых концов анализаторов. Журнал высшей нервной деятельности, имени И. П. Павлова, 1960, 10, 3, 377—385.
- Адрианов О. С. Исследование взаимодействия анализаторов при образовании двигательных пищевых условных рефлексов. Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова, 1960, 10, 6, 1—85.
- Адрианов О. С., Меринг Т. А. Материалы к морфологии и физиологии корковых концов анализаторов собаки. В кн.: VIII Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков и фармакологов. Тезисы докладов. М., 1955, стр. 9—11.
- Айрапетьянц Э. Ш. и Кисляков В. А. К физиологии вестибулярного анализатора. В кн.: Некоторые вопросы современной физиологии. М., 1958, стр. 71—78.
- Амченкова А. М. Распределение аминокислот в микроструктурах кожно-двигательного анализатора кошки. В кн.: Гистохимические методы в нормальной и патологической морфологии. М., 1958, стр. 61—80.
- Анохин П. К. Соотношение коры и подкорковых аппаратов в условном рефлексe. Международное совещание по электроэнцефалографии высшей нервной деятельности. М., 1958.
- Анохин П. К. Электроэнцефалографический анализ условного рефлекса. М., 1958.
- Арутюнова А. С. и Блинков С. М. О совместной работе обоих полушарий при очаговых поражениях мозга у человека. Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова, 1954, 4, 5, 151—162.



- Б а б а я н С. А. Эфферентные пути теменной области коры мозга. Известия Академии наук Армянской ССР. Биология и сельскохозяйственные науки, 1957, IX, 6, 75—82.
- Б а к у р а д з е А. Н. и Н а р и к а ш в и л и С. П. О спонтанной электрической активности большого мозга во время сна. Труды Института физиологии имени акад. Бериташвили, 1956, 6, 377—396.
- Б а л а ш о в а Е. Г. Соотношение нервных клеток и капилляров в ядрах тройничного нерва млекопитающих и земноводных. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, 35, 6, 58—62.
- Б а л а ш о в а Е. Г. Соотношение нервных клеток и капиллярных. В кн.: Проблема развития мозга и влияние на него вредных факторов. М., 1960, стр. 60—65.
- Б а л а ш о в В. М. Соотношение нервных клеток и капилляров в ядре лицевого нерва. В кн.: Ученые записки. Т. IV. Материалы по морфологии нервной системы и ее кровообращению, М., 1957, стр. 96—99.
- Б а м б а с Б. С., Г л о д Г. Д., Л а н д о Л. И., Л е в к о в и ч А. П., Т а р а с о в Г. К. и Х а с е н И. М. Материалы к механизму действия аминазина. Журнал невропатологии и психиатрии, 1956, 56, 2, 139—145.
- Б а р а н о в М. Н. Обмен некоторых фосфорных соединений в различных слоях коры больших полушарий белых крыс. ДАН СССР, 1955, 118, 5, 100—1003.
- Б а р д и н а Р. А. Артерии зрительного бугра человека. В кн.: Анатомия внутриорганных сосудов. Л., 1958, стр. 202—208.
- Б е к о в Д. Б. Различия в строении глубоких вен головного мозга. В кн.: Нарушения кровообращения при поражениях головного мозга. М., 1956, стр. 241—253.
- Б е к о в Д. Б. V. Bazilaris Rosentali и венозный круг основания большого мозга. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1959, 37, 7, 51—60.
- Б е р и т а ш в и л и И. С. О нервных механизмах пространственной ориентации высших позвоночных животных. Тбилиси, 1959.
- Б е р и т о в И. С. О природе спонтанной электрической активности центральной нервной системы. Труды Института физиологии имени акад. Бериташвили. Т. 5. Тбилиси, 1943, стр. 193—212.
- Б е р и т о в И. С. Общая физиология мышечной и нервной систем. Т. 2. М.—Л., 1948.
- Б е р и т о в И. С. О происхождении медленных потенциалов мозга. В кн.: Гагские беседы. Т. 1. Тбилиси, 1949, стр. 209—251.
- Б е р и т о в И. С. Морфофизиологические и физиологические основания временных связей в коре больших полушарий. Труды Института физиологии имени И. С. Бериташвили. Т. 10. Тбилиси, 1956, стр. 3—72.
- Б е р и т о в И. С. О физиологическом значении нервных элементов коры большого мозга. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1960, 39, 8 (3—37).
- Б е х т е р е в В. М. Теория соприкосновения (Contact theorie) и учение о разрядах нервной энергии как условие проведения нервного возбуждения. Обзорение психиатрии, неврологии и экспериментальной психологии, 1896, 1, 23—28.
- Б е х т е р е в В. М. Учение о нервных единицах (neuron) и соотношение их друг с другом. Обзорение психиатрии, неврологии и экспериментальной психологии, 1896, I, 12—22.
- Б е х т е р е в В. М. Проводящие пути спинного и головного мозга. Т. 1—2, СПб, 1896—1898.
- Б е х т е р е в В. М. Основы учения о функциях мозга. В. 1—7. СПб, 1903—1907.
- Б е х т е р е в В. М. Избранные произведения. М., 1950.
- Б е ц В. А. О подробностях строения мозговой корки человека. Медицинское обозрение, 1882, XVIII, сентябрь, 3, стр. 413—423; Записки Киевского общества естествоиспытателей, 1882, 6, 2, 165—177.
- Б е ц В. А. Два центра в корковом слое человеческого мозга. Избранные произведения. М., 1950, стр. 223—228.
- Б л а г о в е щ е н с к а я Н. С. Топическое значение нарушений слуха, вестибулярной функции, обоняния и вкуса при поражении головного мозга. М., Медгиз, 1962.
- Б л и н к о в С. М. Вариабильность строения коры большого мозга. Труды Института мозга. Т. 2, 2—5. М., 1937—1940.
- Б л и н к о в С. М. Средняя височная область взрослого человека. Труды Института мозга. Т. 3—4, М., 1938, стр. 313—362.



- Б л и н к о в С. М. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга. Височная область человека. М., 1949, стр. 344—380.
- Б л и н к о в С. М. Особенности строения большого мозга человека. М., 1955.
- Б л и н к о в С. М., Л и в а н о в М. Н. и Р у с и н о в В. С. Электрограмма периферических нервов верхних конечностей человека при ранении. Вопросы нейрохирургии, 1943, VII, 2.
- Б л и н к о в С. М., Л и в а н о в М. Н. и Р у с и н о в В. С. Альфа-ритм в электроэнцефалограмме при черепно-мозговой травме. Невропатология и психиатрия, 1944, VIII, 6, 21—22.
- Б л и н к о в С. М., Л и в а н о в М. Н. и Р у с и н о в В. С. Изменения в электроэнцефалограмме при черепно-мозговой травме. Вопросы нейрохирургии, 1945, IX, 2, 49—54.
- Б л и н к о в С. М., Л у р ь е Р. Н. и Р у с и н о в В. С. О прогностическом значении электроэнцефалограммы при черепно-мозговых ранениях. Вопросы нейрохирургии, 1947, XII, 2, 19—31.
- Б о р о в с к и й М. Л. Эмбриональное и постэмбриональное развитие коры передней центральной извилины у человека и постэмбриональное развитие двигательной зоны коры головного мозга у кошки. Сообщение 1, 2, 3 и 4. Архив биологических наук, 1936, 36; 1937, т. 44, 47, № 1 и 2.
- Б у р д е н к о Н. Н., А н о х и н П. К. и М а й о р ч и к В. Е. Электрические явления в коре головного мозга при травматической эпилепсии. Вопросы нейрохирургии, 1945, IX, 3, 3—15.
- В в е д е н с к и й Н. Е. Телефон как показатель нервного возбуждения. Записки Академии наук, 1904, 15, 4.
- В в е д е н с к и й Н. Е. Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах. Труды Общества естествоиспытателей, СПб, 1884, а также: Н. Е. Введенский. Избранные произведения. Ч. 1. М.—Л. Изд. АН СССР, 1950, стр. 8—144.
- В в е д е н с к и й Н. Е. Полное собрание сочинений. Т. IV. Л., изд. Ленинградского университета, 1953.
- В е р ж б и н с к а я Н. А. О соотношении дыхания и анаэробного гликолиза мозга в филогенезе позвоночных животных. ДАН СССР, 1952, 84, 3, 555—558.
- В е р ж б и н с к а я Н. А. Некоторые данные по эволюции энергетического обмена мозга в ряду позвоночных животных. В кн.: Эволюция функций нервной системы. М., 1958, стр. 253—263.
- В и н н и к о в Я. А., Т и т о в а Л. К., Б р о н ш т е й н А. А. и Л у к а ш е в и ч Т. П. Цитохимические особенности локализации окислительных ферментов в митохондриях некоторых рецепторов и нейронов центральной и периферической нервной системы. В кн.: Структура и функция нервной системы. Материалы научной конференции. М., 1960, стр. 10.
- В л а д и м и р о в а В. Г. Анатомические предпосылки нарушений кровообращения мозжечка человека. В кн.: Материалы по морфологии нервной системы и ее кровоснабжение. М., 1957, стр. 85—91. Ученые записки II Московского медицинского института. Т. IV.
- В о л ж и н а Н. С. К вопросу о регенерации сосудистых сплетений мозга. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, 35, 1, 68—75.
- В о л х о в А. А. Закономерности онтогенеза нервной деятельности в свете эволюционного учения. М.—Л., 1951.
- В о р о б ь е в А. В. и Д з и д з и ш в и л и Н. Н. Электрическая активность коры головного мозга человека при различных физиологических состояниях. Труды Института физиологии имени акад. Бериташвили. Т. 5. Тбилиси, 1943, стр. 387—402.
- В о р о н к и н а Е. Ф. К вопросу об аксозавальных синапсах в спинном мозге. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, 35, 4, 82—84.
- Г а л ь п е р и н М. Д. Ангиография головного мозга. М., 1950.
- Г е л ь п е р и н С. И. Нейро-гуморальные регуляции у позвоночных животных. М., 1960.
- Г а м б а р я н Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. М., 1962.
- Г е й е р Т. И. Contribution à l'état moniliforme des dendrites corticales. Le Neurographe, 1901, 2, 215—226.
- Г е й е р Т. И. Sur la forme et le développement des prolongements protoplasmiques des cellules spinales chez les vertébrés supérieurs. Le Neurographe, 1903, IV, 232—249.
- Г е й е р Т. И. Материалы к вопросу о форме и развитии протоплазматических отростков нервных клеток. Дисс. докт. М., 1904.



- Герштейн Л. М. Распределение тиоловых соединений белковой природы в микроструктурах кожно-двигательного анализатора кошки. В кн.: Гистохимические методы в нормальной и патологической морфологии. М., 1958, стр. 81—95.
- Герштейн Л. М. Топография альфа-ацидаминокарбоксильных и аминоксильных групп белков в микроструктурах отдельных образований кожно-двигательного анализатора кошки. 1-я конференция по вопросам цито- и гистохимии. Доклады. М., 1960, стр. 99—101.
- Гершунин Г. В., Кожевников В. А., Марусева А. М. и Чистович Л. А. Об особенностях образования временных связей на неощутимые звуковые раздражения у человека. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1948, XXVI, 3, 206—209.
- Гиндце Б. К. Методика микроскопического изучения артерий головного мозга. Советская хирургия, 1930, в. 7—8.
- Гиндце Б. К. Артериальная система головного мозга человека и животных. Ч. 1—2. М., 1946—1948.
- Годinov В. М. О сосудисто-нервных связях в среднем мозге рептилий. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. М., 1960, 2, 48—51.
- Годиков Н. В. Электрическая активность головного мозга и ее зависимость от функционального состояния нервной системы. Ученые записки Ленинградского государственного университета, № 123, серия биологических наук, в. 22, стр. 202—228. Л., 1950.
- Городисская Г. Я. Материалы к вопросу о химической топографии мозга. Сообщение 1-е. Липоиды и общий азот коры большого мозга человека. Медико-биологический журнал, 1926, 1, 77—95.
- Городисская Г. Я. Материалы к вопросу о химической топографии мозга. Сообщение 2-е. Липоиды и общий азот коры большого мозга человека. Медико-биологический журнал, 1926, 2, 61—75.
- Городисская Г. Я. и Дробова Г. В. О химической топографии мозга. Физиологический журнал СССР имени Сеченова, 1935, 18, 3, 449—457.
- Граменицкий М. Эпистома, диастома и микростома бычьего сердца лягушки. Архив биологических наук, 1934, 34, 5—6.
- Гращенков Н. И. Межнейронные аппараты связи-синапсы и их роль в физиологии и патологии. Минск. Известия АН БССР, 1948.
- Гренадеров Ю. В. Артериальное кровоснабжение зубчатого ядра мозжечка человека. В кн.: Материалы по морфологии нервной системы и ее кровоснабжение. М., 1957, стр. 78—84. Ученые записки II Московского медицинского института, т. IV.
- Гринштейн А. М. Проблема динамической локализации функций в эксперименте и клинике. Журнал невропатологии и психиатрии, 1956, 56, 12, 949—962.
- Гринштейн А. М. Пути и центры. М., 1946.
- Гурвич Э. Е. Содержание азота и фосфора в мозгу у собак. Труды Института мозга. В. V. М., 1940, стр. 297—302.
- Гурвич Э. Е. Содержание азота и фосфора в различных архитектурных формациях коры большого мозга. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1945, XIX, 3, 60—63.
- Гуревич М. О. и Хачатурян А. А. Zur Cytoarchitektonik der Großhirnrinde der Feüieden. Ztschr. Anatomie, 1928, 27, 100—138.
- Гуревич М. О. К теории локализации психических расстройств. Невропатология и психиатрия, 1940, IX, 6, 25—30.
- Гуревич М. О., Быховская Г. Х. и Урановский Я. Сравнительная цитоархитектоника коры большого мозга грызунов. В кн.: Высшая нервная деятельность. Сборник трудов. Акад. В. 1. М., 1929, стр. 3—38.
- Гуревич М. О. и Минаева В. М. Верхняя теменная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, стр. 203—211.
- Гуревич М. О. и Хачатурян А. А. Вариабильность строения коры большого мозга. Верхнетеменная область взрослого человека. Труды Института мозга. В. 3—4. М., 1928, 275—312.
- Гуревич М. О. и Хачатурян А. А. Парieto-окципитальные структуры. Невропатология и психиатрия, 1937, VI, 2, 37—44.
- Гусев А. С. О дендритовазальных связях в коре больших полушарий мозга. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, 4, 51—55.
- Данилевский А. Я. Фосфористый глобулин и его биологическая роль в животных формах. В кн.: Физиологический сборник, I. Харьков. 1891, стр. 169—188.



- Данилевский А. Я. Фосфористые белки мозга. В кн.: Физиологический сборник, I, II. Харьков, 1891, стр. 141—167.
- Данилевский В. Я. Исследования по физиологии головного мозга. Дисс. М., 1875.
- Делов В. Е. Биоэлектрические явления в коре головного мозга новорожденных животных. Труды Института по изучению мозга имени Бехтерева. Т. 18. Л., 1947.
- Дзидзишвили Н. Электроэнцефалография при шизофренических состояниях. Труды Института физиологии имени акад. Бериташвили. Т. VII., Тбилиси, 1948, стр. 223—239.
- Дзидзишвили Н. Н. Некоторые опыты по физиологии больших полушарий. В кн.: Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем. Тбилиси, 1956, стр. 99—112.
- Добровольская-Зайцева Е. А. Артерии и вены четверохолмия. В кн.: Материалы по морфологии нервной системы и ее кровоснабжению. М., 1957, стр. 68—77. Ученые записки II Медицинского института, т. IV.
- Долго-Сабуров Б. А. Нейронная теория — основа современных представлений о строении и функции нервной системы. М., 1956.
- Долго-Сабуров Б. А. Современные морфологические данные о сосудистых и нервных связях в организме. В кн.: Нарушения кровообращения при поражениях головного мозга. М., 1956, стр. 218—227.
- Долго-Сабуров Б. А. Некоторые вопросы функциональной анатомии кровеносных сосудов и перспективы их разрешения. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1959, 3, стр. 86—89.
- Долго-Сабуров Б. А. Некоторые данные о развитии аксо- и дендритовазальных связей у позвоночных. Научная конференция на тему: «Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе». Тезисы докладов (Институт мозга АН СССР). М., 1959, стр. 23—24.
- Дроздова А. В. Артерии варолиева моста человека. В кн.: Анатомия внутриорганных сосудов. Л., 1948, стр. 186—189.
- Дроздова А. В. Артерии мозжечка человека. В кн.: Анатомия внутриорганных сосудов. Л., 1948, стр. 190—195.
- Жирмунская Е. А. Электроэнцефалографические исследования в клинике мозговых поражений. В кн.: Физиологическое направление в современной клинике нервных болезней. Изд. АН Белорусской ССР, 1948.
- Жирнова А. А. Морфологические и гистохимические изменения в нервных клетках грудного отдела спинного мозга и двигательной области коры больших полушарий головного мозга крысы на различных этапах онтогенеза. Дисс. канд. М., 1955.
- Жукова Г. П. Нейронное строение двигательной коры некоторых млекопитающих. Дисс. канд. М., 1950.
- Жукова Г. П. К вопросу о развитии коркового конца двигательного анализатора. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1953, 30, 1, 32—38.
- Жукова Г. П. Некоторые данные о межнейронных связях в спинном и продолговатом мозгу. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1960, 39, 12, 72—80.
- Жукова Г. П., Леонтович Т. А. и Савич К. В. Дифференцировка нейронов больших полушарий мозга млекопитающих. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1954, 388, 1, 3—14.
- Забусов Г. и Иванов И. Ф. К вопросу об анатомической самостоятельности нейронов интрамуральной нервной системы. Труды Казанского медицинского института. Т. 2—3. Казань, 1940.
- Замбрицкий И. А. Некоторые симптомы поражения лимбической области коры мозга человека в свете экспериментальных и морфологических данных. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1958, 58, 8, 334—343.
- Замбрицкий И. А. Характеристика нейронов лимбической области в сопоставлении с нейронами других областей новой коры у некоторых млекопитающих. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, 35, 2, 39—46.
- Замбрицкий И. А. Цитоархитектоника и нейронное строение лимбической области у приматов. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, стр. 156—168.
- Златицкая Н. Н. О дендритовазальных отношениях в головном мозгу человека. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1960, 38, 4, 45—50.
- Зурбашвили А. Д. К онтогенезу корковых полей лобной доли человека. В кн.: Вопросы морфологии коры мозга. Л., 1936, стр. 99—136.



- З у р а б а ш в и л и А. Д. Об эмбриональном развитии коры большого мозга человека и некоторые сравнительно-анатомические данные. Тбилиси, 1946.
- З у р а б а ш в и л и А. Д. и Н а н е й ш в и л и Б. Р. О реактивности дендритных отростков и синаптических образований центральной нервной системы. В кн.: Структура и функция нервной системы. Материалы научной конференции Института мозга АМН СССР, М., 1960, стр. 29—31.
- И в а н и ц к и й А. М. К вопросу о соотношении между развитием функции и структуры коры головного мозга кролика в онтогенезе. Сообщение 1—3. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1959, 46, 7, 8, 10, 27, 118, 87.
- И в а н о в И. Ф. Пути дальнейшего развития нейронной теории. В кн.: Проблемы морфологии нервной системы. М., 1956, стр. 5—19.
- И в а н о в-С м о л е н с к и й А. Г. Доклад на научной сессии, посвященной проблемам физиологического учения акад. И. П. Павлова. Академия наук СССР и Академия медицинских наук СССР. Вступительное слово, доклады, постановления. М.—Л., 1950, стр. 55—106.
- И з м а й л о в а И. В. Аргиоархитектоника коры большого мозга человека. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1957, 34, 6, 38—44.
- К а м и н с к и й С. Д. и С а в ч у к В. И. О действии аминазина на высшую нервную деятельность собак. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1956, 56, 2, 104—115.
- К а п у с т и н а Е. В. Вазоархитектоника сосудистых сплетений боковых желудочков мозга. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1960, 38, 5, 35—42.
- К а п у с т и н а Е. В. Развитие артериальной сети на поверхности больших полушарий головного мозга. В кн.: Проблема развития мозга и влияния на него вредных факторов. М., 1960, стр. 46—49.
- К а р а м я н А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Л., 1956.
- К а ц н е л ь с о н З. С. Амитотическое деление клеток в спинномозговых узлах. Доклады АН СССР, 1951, 76, 7.
- К е д р о в А. А. и Н а у м е н к о А. И. Вопросы физиологии внутричерепного кровообращения с клиническим их освещением. Под ред. действительного члена АМН СССР проф. П. С. Купалова. Л., Медгиз, 1954.
- К е д р о в с к и й Б. В. Цитология белковых синтезов в животной клетке. М., изд. АН СССР, 1959.
- К и с е л ь-Р я б ц е в а З. М. Артерии среднего мозга человека. В кн.: Анатомия внутриорганных сосудов. Л., 1948, стр. 196—201.
- К л о с о в с к и й Б. Н. Циркуляция крови в мозгу. М., 1951.
- К л о с о в с к и й Б. Н. К вопросу о конструкции головного мозга. В кн.: Научная конференция Института мозга АМН СССР, посвященная вопросам структуры и функции ретикулярной формации и ее месту в системе анализаторов. Тезисы докладов. М., 1958, стр. 24—27.
- К л о с о в с к и й Б. Н. Проблема развития мозга и влияния на него вредных факторов. М., 1960.
- К л о с о в с к и й Б. Н., К о с м а р с к а я Е. Н. Деятельное и тормозное состояние мозга. М., 1961.
- К л о с о в с к и й Б. Н., К о с м а р с к а я Е. Н. и Б а д а ш о в а Е. Г. Соотношение нервных клеток головного мозга с капиллярами. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1961, 9, 241—246.
- К о б л о в Г. А. Кариокинетические деления нервных клеток симпатических ганглиев взрослых позвоночных животных. В кн.: Н. Г. Колосов. Некоторые главы по морфологии автономной нервной системы. Саратов, 1948.
- К о б л о в Г. А. О статье Ю. П. Жаботинского о делении нервных клеток в центральной нервной системе человека и животных. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1960, 38, 1, 100—104.
- К о г а н А. Б. Электрофизиологическое исследование центральных механизмов некоторых сложных рефлексов. М., изд. АМН СССР, 1949.
- К о г а н А. Б. Некоторые результаты электрофизиологического изучения процессов высшей нервной деятельности. В кн.: Доклады на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе. М., 1956, стр. 259—264.
- К о г а н А. Б. Об электрофизиологических показателях центрального торможения. В кн.: Гагские беседы. Т. 2, Тбилиси, 1956, стр. 377—391.
- К о л о с о в Н. Г. К морфологии межнейрональных связей. Тезисы совещания по проблеме межнейрональных связей. Л., 1955, стр. 3—3.



- \* К о л ь ц о в Н. К. Организация клетки. М., 1956.
- К о н к и н И. Ф. О развитии аксозавальных синапсов в спинном мозге плодов и детей. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, стр. 48—51.
- К о н о н о в а Е. П. Вариабильность строения коры большого мозга. Труды Института мозга. В. 1. М., 1935, стр. 50—118.
- К о н о н о в а Е. П. Развитие лобной области в период после рождения. Труды Института мозга. В. 5. М., 1940, стр. 73—124.
- К о н о н о в а Е. П. Развитие лобной области мозга человека в период внутриутробной жизни. Труды Института мозга. В. 6. М., 1948, стр. 8—44.
- К о н о н о в а Е. П. Лобная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, стр. 115—168.
- К о н о н о в а Е. П. Лобная область коры большого мозга человека и ее место в общей системе корковых концов анализаторов. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1957, 57, 1383—1394.
- К о н о н о в а Е. П. Развитие некоторых полей лобной области человека, имеющих отношение к речедвигательному анализатору (поля 44 и 45). Научная конференция на тему: «Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе». М., 1959.
- К о п ы л о в М. Б. Рентгенологические представления о механических факторах в венозном кровообращении черепа и мозга. Труды Института нейрохирургии имени Бурденко. Т. 1. М., 1948, стр. 45—63.
- К о с м а р с к а я Е. Н. и Б а л а ш о в а Е. Г. Особенности кровоснабжения продолговатого мозга. Вопросы нейрохирургии, 1951, 15, 6, 50—56.
- К о ш т о я н ц Х. С. Нервное возбуждение и химическая динамика клеток. Изд. АН СССР. Серия биологическая, 1945, № 2, стр. 170—181.
- К о ш т о я н ц Х. С. Энзимохимическая гипотеза возбуждения. Физиологический журнал СССР, 1950, 36, 1, 92—96.
- К о ш т о я н ц Х. С. Основы сравнительной физиологии. Изд. 2-е. Т. 1—2. М.—Л., 1950—1957.
- К р а с и л ь н и к о в а В. И. Гистохимия фосфатаз мозга кролика в онтогенезе. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, 35, 3, 69—72.
- К р е п с Е. М. К биохимической характеристике деятельности коры больших полушарий головного мозга. Журнал высшей нервной деятельности имени Павлова, 1957, 7, 1, 75—82.
- К р е п с Е. М. Некоторые вопросы биохимической эволюции нервной системы. В кн.: Эволюция функций нервной системы. Л., 1958, стр. 243—252.
- К р е п с Е. М., С м и р н о в А. А., Ч е т в е р и к о в Д. А. Новые данные по сравнительному изучению фосфорного обмена в разных отделах мозга и при разных функциональных состояниях, вызванных кислородным голоданием мозга. В кн.: Биохимия нервной системы. Киев, 1954, стр. 125—138.
- К у к у е в Л. А. Развитие строипаллидума в онто-,филогенезе. Невропатология и психиатрия, 1948, XVI, 5, 38—44.
- К у к у е в Л. А. К вопросу об эволюции ядра двигательного анализатора и подкорковых узлов. Журнал высшей нервной деятельности, 1953, III, 5, 765—773.
- К у к у е в Л. А. О локализации двигательных функций в коре головного мозга. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1956, 56, 12, 890—895.
- К у к у е в Л. А. Соотношение коркового конца двигательного анализатора и ближайшей подкорки в процессе развития у человека. Дисс. докт. М., 1958.
- К у к у е в Л. А. Об особенностях развития подкорковых образований двигательного анализатора. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, стр. 102—109.
- К у к у е в Л. А. и А б о в я н В. А. Применение аминазина при спастических парезах после инсульта. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1959, 59, 2, 182—184.
- К у к у е в Л. А., М а т в е е в а Т. С. и А б о в я н В. А. Два типа нарушений при очаговых сосудистых поражениях мозга за пределами основного очага. В кн.: Научные труды Института неврологии. Академия медицинских наук СССР, в. 1, 1960, стр. 450—456.
- К у к у е в Л. А., М а т в е е в а Т. С. и А б о в я н В. А. О пирамидном пути в системе двигательного анализатора. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1960, 60, 2, 129—134.



- Кукуев Л. А. и Мохова Т. М. К вопросу о патологических изменениях нейронов коры мозга. В кн.: Проблемы клинической неврологии и психиатрии. Киев, 1961, стр. 294 — 302.
- Кукушкина В. П. Кровоснабжение подкорковых узлов (*n. candatus, putamen*) и его изучение в эксперименте. В кн.: Нарушение кровообращения при повреждении головного мозга. М., 1956, стр. 289—298.
- Кукушкина В. П. Экспериментальное исследование кровоснабжения стриарной системы. Вопросы нейрохирургии, 1956, 1, 14—23.
- Курковский В. П. О последствиях расстройства кровообращения головного мозга у экспериментальных животных. Советская психоневрология, 1938, № 6.
- Курковский В. П. Данные к вопросу о васкуляризации головного мозга. Сборник трудов, посвященный 50-летию деятельности В. Н. Тонкова. Л., 1947, стр. 90—100.
- Лавдовский М. Д. Нервная ткань. В кн.: Основания к изучению микроскопической анатомии человека и животных. Под ред. М. Д. Лавдовского и Ф. Л. Овсянникова. Т. I. Отд. 7. М., 1887, стр. 319—328.
- Лавдовский М. Д. Об анастоматических связях между нервными клетками. Русский врач, 1902, I, 17, 649—653.
- Лаврентьев Б. И. Некоторые вопросы теории строения нервной ткани. Архив биологических наук, 1937, 48, 1/2, 194—213.
- Лаврентьев Б. И. Морфология автономной нервной системы. М., 1939; М., 1946.
- Лаврентьев Б. И. и Плечкова Е. К. Нервная клетка и нервное волокно. Нейрон. В кн.: Многотомное руководство по неврологии. Т. 1, кн. 1, М., 1955, стр. 89—218.
- Лаптев И. И. Опыт изучения условных рефлексов по методу электроэнцефалографии. В кн.: Первая сессия Московского общества физиологов, биохимиков и фармакологов. М., Медгиз, 1941, стр. 135—138.
- Лаптев И. И. Дальнейшие материалы по изучению условнорефлекторной деятельности собаки методом электроэнцефалографии. В кн.: Доклады VII Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков, фармакологов. М., 1947, стр. 175—177.
- Ляхно Е. В. и Чаговец Р. В. Восстановительные свойства тканей мышц и полушарий головного мозга при различных функциональных состояниях организма. ДАН СССР, 1956, 91, 1, 133—136.
- Лебедева М. Б. Холинэстеразная активность различных внутриклеточных элементов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1952, 8, 51—53.
- Левантовский М. И. Сосудистая система спинного мозга человека. В кн.: Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы человека. М., 1950, стр. 224—257.
- Левин Г. З. Онтогенез *rhinica* в связи с цитоархитектонической дифференциацией коры. В кн.: Вопросы морфологии коры. Л., 1936, стр. 137—167.
- Левин Г. З. Об отношении между мозговыми бороздами и корковыми с точки зрения развития. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1939, XX, 1.
- Левин Г. З. Эмбриональное развитие обонятельной борозды у человека и цитоархитектоническая дифференциация прилежащей к ней коры. В кн.: Онтогенез мозга. Л., 1949, стр. 52—87.
- Левинсон Л. Б. и Лейкина М. И. Об амитотическом делении ядер нервных клеток. ДАН СССР, 1952, 84, 1, 151—152.
- Левинсон Л. Б. и Лейкина М. И. Морфологическое и гистохимическое изучение моторных и чувствительных нервных клеток эмбриона курицы на разных этапах развития. ДАН СССР, 1956, 109, I, 201—204.
- Левинсон Л. Б. и Тохтамысова Р. А. Гистохимическое изучение развивающихся моторных клеток спинного мозга белой мыши. ДАН СССР, 1956, 109, 3, 621—623.
- Леонтович Т. А. О тонком строении подкорковых узлов. Журнал невропатологии и психиатрии, 1954, 2, 168—179.
- Леонтович Т. А. Сравнительные данные о строении подкорковых узлов у различных млекопитающих и человека. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, стр. 185—204.
- Ливанов М. Н. Анализ биоэлектрических колебаний в коре головного мозга у кролика. Советская невропатология, психиатрия и психогигиена. 1934, III, 11/12, 98—115.



- Л и в а н о в М. Н. Анализ биоэлектрических колебаний в коре большого мозга у млекопитающих. Труды Института мозга. В. 3/4. М., 1938, стр. 487—538.
- Л и в а н о в М. Н. Некоторые вопросы механизмов нервной деятельности с точки зрения электрофизиологии. Невропатология и психиатрия. 1940. IX, 6, 81—88.
- Л и в а н о в М. Н. Некоторые итоги электрофизиологических исследований условно-рефлекторных связей. В кн.: Труды 15-го совещания по проблемам высшей нервной деятельности, посвященные 50-летию учения акад. И. П. Павлова об условных рефлексах. М.—Л., 1952, стр. 248—261.
- Л и в а н о в М. Н. и А н а н ь е в В. М. Энцефалоскопия. М., 1959.
- Л и в а н о в М. Н. и К о р о л ь к о в а Т. А. О быстрых колебаниях в электроэнцефалограммах и о некоторых условиях, их усиливающих. В кн.: Гагские беседы. Т. I. Тбилиси, 1949, стр. 301—307.
- Л и в а н о в М. Н., К о р о л ь к о в а Т. А. и Ф р е н к е л ь Г. М. Электрофизиологическое исследование высшей нервной деятельности. Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова, 1951, 1, 4, 521—538.
- Л и в а н о в М. Н. и П о л ь к о в К. Л. Электрические процессы в коре головного мозга кролика при выработке оборонительного условного рефлекса на ритмический раздражитель. Известия Академии наук СССР. Серия биологическая, 1945, 5, 286—307.
- Л и в а н о в М. Н. и Р ь б и н о в с к а я А. М. К вопросу о локализации изменений в электрических процессах коры головного мозга кролика при становлении оборонительного условного рефлекса на ритмический раздражитель. Физиологический журнал СССР, 1947, XXXIII, 5, 523—534.
- Л и п ш а к К., К а р м о с Г. и Г р а ш т и а н Е. Электрофизиологическое исследование сноподобных явлений у кошки. Материалы научной конференции, посвященной структуре и функции нервной системы, 10—14 декабря 1950. Тезисы докладов. Медгиз, 1960, стр. 41—42.
- Л и х т Р. З. Топографическая анатомия вен срединной области мозга. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1956, 4, 14—17.
- Л о м и н с к и й Ф. И. К вопросу о делении нервных клеток. Приложение к протоколам заседаний общества киевских врачей за 1881—1882 гг.
- Л о м и н с к и й Ф. И. Исследования путем опыта у взрослых и, кроме того, зародыша, могут ли размножаться нервные клетки делением. Известия Киевского университета, 1882, 3.
- Л у р ь е Р. Н., Р а б и н о в и ч М. Я. и Т р о ф и м о в Л. Г. Исследование электрических явлений в корковых концах анализаторов собаки при выработке оборонительных условных рефлексов. Журнал высшей нервной деятельности, 1956, 6, 6, 863—871.
- Л ю б и м о в Н. Н. Исследования электрических потенциалов коры и ствола головного мозга при выработке условных пищевых рефлексов. 18-е совещание по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов. В. 3. Л., 1958, стр. 11—12.
- Л ю б и м о в Н. Н. Электрические изменения в структурах коры и гипоталамуса в процессе становления пищевого условного рефлекса. Журнал высшей нервной деятельности, 1958, 8, 4, 560—569.
- Л ю б и м о в Н. Н. Электрические изменения в структурах коры и гипоталамуса при выработке внутреннего торможения. Журнал высшей нервной деятельности, 1960, 10, 5, 756—763.
- М а й о р ч и к В. Е. и Р у с и н о в В. С. Патологические изменения электрической активности коры в случаях опухолей головного мозга. Труды Института нейрохирургии. Т. I. М., 1948, стр. 64—77.
- М а к а р о в П. В. Физико-химические свойства клетки и методы их изучения. Л., изд. Ленинградского университета, 1948.
- М а к а р о в а Л. Г. Данные электроэнцефалографии в анализе проблемы эпилепсии по работам Пенфилда и Джаспера. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1956, 56, 8, 670—679.
- М а к а р о в а Л. Г. К вопросу об электрической реактивности мозга в условиях нормы и патологии. В кн.: Вопросы электрофизиологии и энцефалографии. М.—Л., 1960, стр. 164—171.
- М а к с и м е н к о в А. Н. Анатомические особенности строения венозной системы головного мозга. В кн.: Нарушения кровообращения поражений головного мозга. М., 1956, стр. 228—240.



- Матвеева Т. С. К вопросу о патологии нервных волокон и межнейрональных связей головного мозга человека при очаговых сосудистых поражениях. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, 1960, 60, 1, 18—25.
- Меринг Т. А. Условные рефлексы у собак при удалении ядра слухового анализатора. Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова, 1952, 6, 894—904.
- Меринг Т. А. Локализация замыкания условных рефлексов на звуковые раздражители. IX съезд Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов. Т. I. Тезисы докладов на секционных заседаниях. М. — Минск, 1959, стр. 226—296.
- Меринг Т. А. Исследование замыкательной функции слухового анализатора при образовании двигательных пищевых условных рефлексов. Журнал высшей нервной деятельности, 1960, X, 5, 747—755.
- Метальникова Н. Н. Артериальные сосуды полосатого тела, зрительного бугра и внутренней капсулы мозга человека. В кн.: Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы человека. М., 1950, стр. 139—142.
- Метальникова Н. Н. Артериальные сосуды полосатого тела, межуточного мозга и внутренней сумки. В кн.: Многотомное руководство по неврологии, Т. 1, ч. 2, М., 1957, стр. 349—358.
- Метальникова Н. Н. Асимметрии строения артерий основания мозга и ее клиническое значение. В кн.: Проблемы нейрохирургии. М., ЦИУ, 1957, стр. 19—23.
- Метальникова Н. Н., Крупачев И. Ф. Артерии среднего мозга. В кн.: Многотомное руководство по неврологии, Т. 1, ч. 2. М., 1957, стр. 358—360.
- Минаева В. М. Постнатальное развитие верхней теменной области мозга человека. Труды Института мозга. В. 5. М., 1948, стр. 77—107.
- Минаева В. М. Развитие верхней теменной области мозга человека в периоде до рождения. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, стр. 55—71.
- Минаева В. М. Развитие зрительного бугра, его латерального ядра, ретикулярной зоны и коркового конца кожного анализатора. Труды 4-й научной конференции по возрастной физиологии, морфологии и биохимии. М., 1960, стр. 218—221.
- Миславский Н. А. Избранные произведения. М., 1952, стр. 21—94.
- Мохова Т. М. Электрические явления в корковых отделах анализаторов человека при выработке двигательных условных рефлексов. Журнал высшей нервной деятельности, 1956, 6, 2, 319—328.
- Мохова Т. М. Динамика электрических потенциалов коры мозга человека при образовании условных двигательных рефлексов на различные раздражения. Тезисы докладов. Конференция по вопросам электрофизиологии центральной нервной системы. Л., 1957, стр. 97—99.
- Нарикашвили С. П. Об изменении первичных ответов коры больших полушарий при остром выключении и восстановлении кровообращения в головном мозгу. Труды Института физиологии АН Грузинской ССР. Т. XX. Тбилиси, 1958, стр. 111—120.
- Насонов Д. Н. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М.—Л., Изд. АН СССР, 1959.
- Насонов Д. Н. и Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.—Л., 1940.
- Нилдовская Т. Н. О кровоснабжении чечевицеобразного ядра мозга человека. В кн.: Ученые записки. Т. IV. Материалы по морфологии нервной системы и ее кровоснабжению. М., 1957, стр. 55—60.
- Нилдовская Т. Н. О распределении внутримозговых артерий в хвостатом ядре головного мозга человека. Вопросы морфологии. АМН СССР, Сб. 2. М., 1957, стр. 251—257.
- Новиков И. И. Кровоснабжение варолиева моста от срединных артерий. В кн.: Материалы по морфологии нервной системы и ее кровоснабжению. М., 1957, стр. 92—95.
- Огнев Б. В. Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы человека. М., 1950.
- Огнев Б. В. и Метальникова Н. Н. Артериальное кровоснабжение коры большого мозга. В кн.: Многотомное руководство по неврологии, Т. 1, ч. 2. М., 1957, стр. 329—348.



- Орбели Л. А. Новые представления о функциях мозжечка. Успехи советской биологии, 1940, XIII, 2, 207—220.
- Павлов И. П. Полное собрание трудов. Т. 3. М.—Л., 1949, стр. 346.
- Палатник С. А., Линчар Л. Ф., Парамонова Э. Г. и Леви-тина Г. А. Функциональное состояние коры головного мозга больных гипертонической болезнью и влияние на него лечебного питания. Терапевтический архив, 1961, № 2, стр. 12—18.
- Поленова Н. Г. О соотношении нервных клеток и капилляров в ядре диафрагмального нерва и передненаружной группы клеток спинного мозга взрослой кошки. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1959, 48, 7, 107—110.
- Палладин А. В., Полякова Н. М., Кирсенко О. В. и Белик Я. В. Распределение ферментов углеводно-фосфорного и азотистого обмена между клеточными структурами ткани головного мозга. В кн.: 1-я конференция по вопросам цито- и гистохимии. Доклады. М., 1960, стр. 77—80.
- Пенцик А. С. Биоэлектрические явления в центральной нервной системе. Советская психоневрология, 1935, № 3.
- Пенцик А. С. Электроэнцефалография при травмах большого мозга. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1945, XIX, 1—2, 58—64.
- Первушин В. Ю. О кровоснабжении спинного мозга. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, 1957, 57, 1, 24—29.
- Пережко П. И. Учение о клетке. В кн.: Основания к изучению микроскопической анатомии человека и животных. Под ред. М. Д. Лавдовского и Ф. В. Овсянникова. Т. 1. СПб., 1887.
- Петрова-Мурфа В. Г. Артерии и вены продолговатого мозга. В кн.: Анатомия. Сборник научных работ Казанского медицинского института. В. IV. Казань, 1957, стр. 139—173.
- Петрова-Мурфа В. Г. Сосудистые бассейны больших полушарий головного мозга человека. В кн.: Анатомия. Сборник научных работ Казанского медицинского института. В. IV. Казань, 1957, стр. 174—188.
- Петрова-Мурфа В. Г. О макро-, микроанатомии внутриорганных вен полушарий головного мозга человека. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, 35, 3, 45—50.
- Пигарева З. Л. Изменение активности некоторых ферментов в разных зонах коры больших полушарий кроликов и собак в процессе онтогенеза. В кн.: Вопросы биохимии нервной системы. Киев, 1957, стр. 217—227.
- Пигарева З. Л. Изменение потенциальной активности некоторых ферментных систем в коре больших полушарий кроликов и собак в течение их постнатального развития. В кн.: Эволюция функций нервной системы. Л., 1958, стр. 264—271.
- Пигарева З. Л. Материалы по эволюции ферментных систем окислительного обмена центральной нервной системы в онтогенезе птиц и млекопитающих. Автореф. дисс. докт. М., 1960.
- Пинес Л. Я. и Гальперин М. Д. Сосуды головного мозга в анатомическом и ангиографическом изображении. Советская психоневрология, 1940, № 2.
- Плотникова Л. А. Содержание холестерина в различных образованиях большого мозга человека. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1955, 55, 4, 282—286.
- Плотникова Л. А. Некоторые данные по биохимии мозга. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, стр. 169—186.
- Поленова Н. Г. Строение и развитие артериальной и венозной сети на поверхности спинного мозга. В кн.: Проблема развития мозга и влияние на него вредных факторов. М., 1960, стр. 49—56.
- Поляков Г. И. Развитие изокортекса у человека на ранних стадиях онтогенеза. Сообщение I—V. Труды Института мозга. Т. 1, 2, 3, 4, 5 и 6. М., 1935—1948.
- Поляков Г. И. Ранний и средний онтогенез коры большого мозга человека. М., изд. Института мозга, 1937.
- Поляков Г. И. Ранний онтогенез коры большого мозга человека. Невропатология и психиатрия, 1940, IX, 6, 55—66.
- Поляков Г. И. Структурная организация коры большого мозга человека по данным развития ее в онтогенезе. В кн.: Цитоархитектоника коры головного мозга. М., 1949, стр. 33—91.



- П о л я к о в Г. И. О тонких особенностях структуры коры головного мозга человека и функциональных взаимодействиях между нейронами. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1953, XXX, 5, 48—60.
- П о л я к о в Г. И. О некоторых особенностях усложнения структуры нейронов центральной нервной системы у человека, приматов и других млекопитающих. Советская антропология, 1958, 2, 3, 35—56.
- П о л я к о в Г. И. Прогрессивная дифференцировка нейронов коры головного мозга человека в онтогенезе. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, стр. 11—26.
- П о л я к о в Г. М. Современное состояние нейронной теории. В кн.: Некоторые теоретические вопросы строения и деятельности мозга. М., 1960, стр. 22—48.
- П о п о в а Н. С. О различиях в процессах последствия звуковых и световых условных раздражителей у собак. Журнал высшей нервной деятельности, 1960, 10, 5, 764—770.
- П о п о в а Н. С. Сравнительная характеристика динамики нервных процессов в слуховом и зрительном анализаторах собаки в связи с особенностями их строения. Журнал высшей нервной деятельности имени Павлова, 1961, Т. II, 690—696.
- П о п о в а Э. Н. О распределении рибонуклеиновой кислоты в корковых концах двигательного и зрительного анализаторов белых крыс. В кн.: Труды Первой научной конференции молодых научных сотрудников московских морфологических лабораторий. М., 1959, стр. 61—64.
- П о р т у г а л о в В. В. Строение безмякотных нервных волокон периферических нервов. В кн.: Морфология автономной нервной системы. М., 1946, стр. 100—116.
- П о р т у г а л о в В. В. О топографии белков в центральной нервной системе (по материалам исследований, проведенных лабораторией гистохимии Института мозга АМН СССР). Журнал нейропатологии и психиатрии, 1958, 58, 6, 641—649.
- П о р т у г а л о в В. В. и Я к о в л е в В. А. Распределение сукциндегидразы в структурах центральной нервной системы. М., 1946, стр. 100—113.
- П о р т у г а л о в В. В., Д о в е д о в а Е. Л., С к р е б и ц к и й В. Г. О некоторых механизмах, регулирующих химическую активность митохондрий нейрона. 1-я конференция по вопросам цито- и гистохимии. Доклады. М., 1960, стр. 80—83.
- П о р т у г а л о в В. В., Ц в е т к о в а И. В. и Я к о в л е в В. А. О локализации обмена белка в микроструктурах центральной нервной системы. Цитология, 1959, 1, 4, 422—430.
- П о р т у г а л о в В. В. и Я к о в л е в В. А. Распределение сукциндегидразы в структурах центральной нервной системы. В кн.: Гистохимические методы в нормальной и патологической морфологии. М., 1958, стр. 28—53.
- П р а в д и ч-Н е м и н с к и й В. В. Ein Versuch der Registrierung der elektrischen Gehirnerscheinungen. Zbl. Physiol., 1913, 27, 951—960.
- П р а в д и ч-Н е м и н с к и й В. В. Zur Kenntnis der elektrischen und Innervationsvorgänge in den funktionellen Elementen und Geweben des tierischen Organismus. Elektrocerebrogramm der Säugetiere. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., 1925, 209, 362—389.
- П р а в д и ч-Н е м и н с к и й В. В. К познанию электрических и иннервационных процессов в функциональных элементах и тканях животного организма. К вопросу о волнах второго порядка в электроцеребrogramме человека. АН СССР, 1950, 74, 3, 635—637.
- П р е о б р а ж е н с к а я Н. С. Некоторые цитоархитектонические данные о развитии коркового конца и подкоркового отдела зрительного анализатора человека. Труды 2-й научной конференции по возрастной морфологии и физиологии. М., 1955, стр. 45—55.
- П р е о б р а ж е н с к а я Н. С. Спорные вопросы классификации формаций новой коры. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1958, 58, 8, 953—958.
- П р е о б р а ж е н с к а я Н. С. Возрастные особенности строения коры большого мозга человека и их функциональное значение. Журнал высшей нервной деятельности, 1959, IX, 1, 135—142.
- П р е о б р а ж е н с к а я Н. С. Индивидуальные особенности строения коры мозга человека. В кн.: Некоторые теоретические вопросы строения и деятельности мозга человека. М., 1960, стр. 49—62.



- Прессман А. М. Условные оборонительно-двигательные рефлексy у собаки с двусторонне разобщенными локализационными зонами. Физиологический журнал СССР имени Сеченова, 1938, 24, 5, 844—854.
- Прибрам К. К теории физиологической психологии. Вопросы психологии, 1961, 2, 133—157.
- Привес М. Г. Артерии продолговатого мозга. В кн.: Анатомия внутриорганных сосудов. Л., 1948.
- Привес М. Г. Некоторые закономерности распределения внутриорганных сосудов. В кн.: Ученые записки I Ленинградского медицинского института имени И. П. Павлова. Т. 2, Л., 1955, стр. 25—36.
- Привес М. Г. Развитие коллатералей и анастомозов при нарушении нервной системы. В кн.: Вопросы анатомии и оперативной хирургии. В. 2. Л., 1959, стр. 105—109.
- Рабинович М. Я. Функциональные связи отдельных слоев коры полушарий большого мозга. Невропатология и психиатрия, 1950, XIX, 1, 26—30.
- Рабинович М. Я. Электрическая активность отдельных слоев коры двигательного и слухового анализаторов при выработке оборонительных условных рефлексов. Журнал высшей нервной деятельности, 1958, VIII, 4, 546—559.
- Рабинович М. Я. Электрическая активность отдельных слоев коры двигательного и слухового анализаторов при выработке внутреннего торможения. Журнал высшей нервной деятельности, 1959, IX, 1, 107—115.
- Рабинович М. Я. Электрофизиологический анализ активности различных слоев коры больших полушарий при формировании условного рефлекса. Журнал высшей нервной деятельности, 1961, XI, 3, 463—473.
- Рабинович М. Я., Трофимов Л. Г. О доминантном очаге возбуждения при становлении условного рефлекса. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1957, 23, 2, 3—8.
- Рампан И. И. О делении нервных клеток. В кн.: Проблемы морфологии нервной системы. Под ред. Б. А. Долго-Сабунова. Л., Медгиз, стр. 20—26.
- Рампан И. И. О делении нервных клеток. В кн.: Проблемы регенерации и клеточного деления. Под ред. И. Н. Майского, В. Н. Доброхотова и Л. Д. Лиознера. М., 1959, стр. 282—288.
- Ройтбак А. И. Электрические явления в очаге условного раздражения. Труды Института физиологии Академии наук Грузинской ССР имени Бериташвили. Т. 11. Тбилиси, стр. 121—154.
- Ройтбак А. И. и Саванели Н. А. Электроэнцефалографическое исследование шизофрении. Труды Института физиологии Академии наук Грузинской ССР. Т. IX. Тбилиси, 1953, стр. 201—218.
- Роскин Г. И. Сравнительная цитохимия глутатиона в чувствительных клетках спинальных ганглиев и моторных клетках спинного мозга. Доклады Академии наук СССР, 1954, 97, 4, 733—735.
- Роскин Г. И. и Струве М. Е. Цитохимические изменения рибонуклеиновой кислоты и аргина в процессе деления клеток. ДАН СССР, 1947, 47, 9.
- Русинов В. С. Электрофизиологическое исследование механизмов интегрирующей деятельности нервной системы и локализация патологического очага. В кн.: 3-я объединенная конференция, посвященная проблемам строения и деятельности коры головного мозга Института неврологии АМН СССР и Института мозга Министерства здравоохранения СССР. Тезисы докладов. М., 1948, стр. 13—16.
- Русинов В. С. Электрофизиологический анализ функции замыкания в коре больших полушарий при наличии доминантного очага. Доклад на XIX Международном физиологическом конгрессе. М., изд. АМН СССР, 1953.
- Русинов В. С. Некоторые вопросы теории электроэнцефалограммы. Ученые записки Ленинградского университета. Т. 176. Серия биологических наук. В. 37. Л., 1954, стр. 235—255.
- Рыбаков Ф. Е. К патологии нервной клетки и ее отростков (по методу Golgi). Русский архив патологии, 1899, VII, 1, 22—34.
- Савич К. В. и Яковлев В. А. О содержании и локализации сульфидрильных групп в различных формациях головного мозга кошки. Вопросы медицинской химии, 1957, 3, 2, 121—128.
- Савчук В. И. Действие аминазина на различные отделы головного мозга по данным экспериментального исследования. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, 1960, 60, 2, 182—193.
- Саркисов С. А. О биоэлектрических токах коры большого мозга. Советская невропатология, психиатрия и психогигиена, 1934, III, 10, 1—9.



- Саркисов С. А. Биоэлектрические явления моторной и зрительной областей коры большого мозга. В кн.: Проблемы моторики в неврологии и психиатрии. Труды Центрального психоневрологического института. В. 8., Харьков, 1937, стр. 69—75.
- Саркисов С. А. Биоэлектрические явления коры большого мозга и вопросы локализации. Труды Института мозга. В. 3/4. М., 1938, стр. 443—486.
- Саркисов С. А. К вопросу о так называемых расовых признаках в строении коры большого мозга человека. Невропатология и психиатрия, 1939, VIII, 7, 27—30.
- Саркисов С. А. Новые данные в электрофизиологии и их значение для неврологической и нейрохирургической клиники. Вопросы нейрохирургии, 1939, 1, 4, 6—25.
- Саркисов С. А. Проблема локализации в свете современных данных архитектоники и биоэлектрических явлений коры больших полушарий мозга. Невропатология и психиатрия, 1940, IX, 5—22.
- Саркисов С. А. Электроэнцефалографические исследования при боевой травме центральной нервной системы. Вопросы нейрохирургии, 1942, 6, 32—36.
- Саркисов С. А. Некоторые особенности строения нейрональных связей коры большого мозга. М., изд. АМН СССР, 1948.
- Саркисов С. А. Биоэлектрический метод исследования в клинике нервных и психических заболеваний. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, стр. 212—220.
- Саркисов С. А. Проблема локализации функций в коре большого мозга в свете некоторых новых данных о межнейрональных связях. Труды III Всесоюзного съезда невропатологов и психиатров. М., 1950, стр. 36—43.
- Саркисов С. А. Учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности и современные данные морфологии коры большого мозга. Журнал высшей нервной деятельности, 1952, II, 1, 20—29.
- Саркисов С. А. Учение о локализации функций в американской неврологии. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1953, 53, 7, 532—543.
- Саркисов С. А. Некоторые особенности нервных структур и межнейрональных связей в центральной нервной системе и их физиологическое значение. Тезисы докладов совещания по проблеме межнейрональных связей. Л., 1955, стр. 11—12.
- Саркисов С. А. Взаимосвязь между структурой и функцией большого мозга. Доклады на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе. М., 1956, стр. 127—141.
- Саркисов С. А. Некоторые результаты морфофизиологических исследований высших отделов центральной нервной системы животных и человека. Журнал высшей нервной деятельности, 1957, 6, 868—876.
- Саркисов С. А. Некоторые особенности структурных образований высших отделов центральной нервной системы и их физиологическое значение. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, 1957, 57, 1, 15—23.
- Саркисов С. А. The functional interpretation of certain morphological structures of cortex of hemispheres, considered in the evolutionary aspects. In: Structure and function of the cerebral cortex. Intern. Meeting of Neurologists. Dedicated to the memory of Ariens Kappers, 1959, Amsterdam, 1960.
- Саркисов С. А. Функциональная интерпретация некоторых морфологических образований коры больших полушарий в аспекте эволюции. Журнал невропатологии и психиатрии, 1960, 60, 6, 645—651.
- Саркисов С. А. Важные пути изучения структурных и функциональных механизмов мозга в норме и патологии. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, 1961, 2, 61, 161—175.
- Саркисов С. А. и Ливанов М. Н. Об электрических явлениях и их локализации в коре большого мозга. Советская невропатология, психиатрия и психогигиена, 1933, II, 10, 1—7.
- Саркисов С. А. и Мохова Т. М. Структурные изменения межнейронных связей и биоэлектрические потенциалы коры мозга при действии эзерина. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, 1958, 58, 8, 907—913.
- Саркисов С. А. и Пенцик А. С. Изменения биотоков мозговой коры кроликов при экспериментальных опухолях мозга. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1937, III, 3.
- Саркисов С. А. и Пенцик А. С. Электроэнцефалограмма человека при опухолях мозга. Сообщение 1-е. Невропатология и психиатрия, 1939, VIII, 1, стр. 21—30.



- Саркисов С. А. и Поляков Г. И. Вариабильность процентральной области коры большого мозга человека (поля 4, 6, 8). Невропатология, психиатрия и психогигиена, 1935, IV, 9—10, стр. 271.
- Саркисов С. А. и Поляков Г. И. Нейроны и межнейрональные связи коры большого мозга. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949.
- Саркисов С. А. и Филимонов И. Н. К вопросу о так называемых расовых признаках в строении коры большого мозга человека. Советская невропатология, психиатрия и психогигиена, 1935, IV, 7, стр. 171.
- Саркисов С. А. и Филимонов И. Н. О соотношении функции и морфологических структур коры большого мозга. Невропатология и психиатрия, 1947, VI, 10, 49—58.
- Сепп Е. К. Die Dynamik der Blutzirkulation im Gehirn. Berlin, 1928 (Monographien a. d. Gesamtgebiete d. Neurologie u. Psychiat., N. 53).
- Сепп Е. К. О локализации функций в коре головного мозга. Журнал невропатологии и психиатрии, 1955, 55, 12, 881—888.
- Сепп Е. К. История развития нервной системы позвоночных. М., 1959.
- Серейский М. Я. Проблема локализации в свете биохимических данных. Невропатология и психиатрия, 1940, 9, 6, 74—80.
- Сеченов И. М. Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки. Врач, 1882, 42—45, а также: И. М. Сеченов. Избранные произведения. Т. 2. М.—Л., 1956, стр. 622—661.
- Скребицкий В. Г. Вызванные потенциалы и циклы возбудимости при действии светового стимула в хроническом эксперименте. Физиологический журнал СССР, 1929—1938, 4, 46.
- Славочинская Л. В. Материалы по артериальному кровоснабжению зрительного бугра человека. В кн.: Вопросы морфологии (АН). Сб. № 2. М., 1953, стр. 257—263.
- Смирнов А. А. Фосфорный обмен в коре больших полушарий собаки во время сна и бодрствования. ДАН СССР, 1955, 101, 5, 913—916.
- Снесарев П. Е. О строении сосудов мозга и об окислительно-восстановительных процессах в мозгу. Труды III Всесоюзного съезда невропатологов и психиатров. М., 1950.
- Снесарев П. Е. Об изменении аргирофильной зернистости мозговой ткани в нервных корешках, артериях, в сердечной и других поперечнополосатых мышцах в печени у собак, подвергшихся нервно-мышечной тренировке в беге и перенапряжению. Архив патологии, 1951, 6, 40—50.
- Станкевич И. А. Развитие инсулярной (островковой) области мозга человека в постнатальном периоде. Труды Института мозга. Т. IV. М., 1948, стр. 130—150.
- Станкевич И. А. Инсулярная область (Regio insulares). Руководство по неврологии. Т. I. Ч. 2, М., 1957, стр. 99—105.
- Станкевич И. А. Нижняя теменная область. В кн.: Многостомное руководство по неврологии. Т. 1. Ч. 2. М., 1957, стр. 29—38.
- Станкевич И. А. Некоторые цитоархитектонические данные о развитии коры большого мозга человека в утробном периоде и после рождения (на материале морфологии коры нижней теменной и островковой (инсулярной) областей. Труды 3-й научной конференции по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1959, стр. 407—414.
- Станкевич И. А. Развитие инсулярной области мозга человека в период до рождения. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, стр. 72—86.
- Станкевич И. А. К сравнительной характеристике развития большого мозга у человека и обезьян. Материалы 5-й научной конференции по вопросам возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1961, стр. 121—122.
- Станкевич И. А. и Шевченко Ю. Г. Вариабильность строения коры большого мозга. Нижнепарипетальная область у взрослого человека. Труды Института мозга. В. 1. М., 1935, стр. 119—174.
- Стефановская. Localisation des altérations cérébrales produites par l'éther. Trav. de l'Institut Solvey, 1900, V. III, Fasc. 3.
- Стефановская М. Sur le mode de formation des variocosités dans les prolongements des cellules nerveuses. Trav. de l'Institut Solvey, 1900, V. 3. Fasc. 3.
- Стефановская М. La Théorie du neurone dans la dernière période décente (1896—1906). J. Neurologie. Bruxelles, 1906, pp. 313—400.
- Стефановская, Мишелина. Les appendices terminaux des dendrites cérébraux. Ann. de la Soc. des Sciences de Bruxelles, 1897, Trav. de l'Institut Solvey, v. 1, 1897.



- С у б б о т н и к С. И. и Ш п и л ь б е р г П. И. Электроэнцефалографические исследования при посттравматической эпилепсии. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1945, XX, 4—5, 23—27.
- С у п и н А. Я. Биоэлектрическая реакция зрительной коры кролика на одиночное афферентное раздражение в условиях хронического эксперимента. Физиологический журнал СССР, 1961, 47, 2, 141—147.
- С у х а н о в С. А. Учение о нейронах в приложении к объяснению некоторых психических явлений. Вопросы философии и психологии. М., 1898, кн. 34.
- С у х а н о в С. А. Contribution à l'étude des modifications que subissent les prolongements dendritiques des cellules nerveuses sous l'influence des narcotiques. La cellule, 1898, XIV, Fasc. 2.
- С у х а н о в С. А. L'Anatomie pathologique de la cellule nerveuse en rapport avec l'atrophie variable des dendrites de l'écorce cérébrale. La cellule, 1898, XIV, Fasc. 2.
- С у х а н о в С. А. Материалы к вопросу о четкообразном состоянии протоплазматических отростков нервных клеток мозговой коры. Дисс. Москва, 1899.
- С у х а н о в С. А. Contribution à l'étude des appendices sur le corps cellulaire des éléments nerveux. Le Nevraxe, 1902, v. IV, 225—229.
- С ы с а к Н. С. Зависимость строения артериальной системы головного мозга от особенностей рельефа коры. В кн.: Анатомия. Сборник научных работ Казанского медицинского института. В. IV. Казань, 1957, стр. 258—263.
- Т а н ь Ц з е н ь-д у. Артерии промежуточного мозга. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1957, 34, 5, 47—54.
- Т о д г с к а я М. С. Изменения в межнейрональных связях коры больших полушарий головного мозга при некоторых интоксикациях. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1954, 38, 12, 53—57.
- Т о д г с к а я М. С. Изменения в синаптических образованиях при интоксикациях профессиональными ядами. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1954, 43, I, 105—107.
- Т о д г с к а я М. С. К вопросу об изменениях в нервной системе при экспериментальной интоксикации мышьяком натрием. Архив патологии, 1957, 7, 33—40.
- Т о р ч и н с к и й Ю. М. Количественное определение активности сукциндегидразы в отдельных частях нейронов. В кн.: Конференция молодых ученых Пролетарского района гор. Москвы. Медицинская секция. Тезисы докладов. М., 1958, стр. 53—54.
- Т о р ч и н с к и й Ю. М. Об активности дегидразных систем и содержании сульфгидрильных групп в некоторых отделах мозга кошки. Биохимия, 1959, 24, 3, 496—502.
- Т р о и ц к а я С. А. О структуре нервных волокон и межнейрональных связей по данным культуры тканей. В кн.: Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Л., 1951, стр. 558—559.
- Т р о и ц к а я С. А. Возрастные особенности развития клеток коры мозга кролика в условиях культивирования вне организма. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1953, 30, 2, 19—20.
- Т р о и ц к и й В. В. и Р у д е н с к а я М. В. О делении ганглиозных клеток в вегетативных узлах взрослых животных. ДАН СССР, 1950, 71, 11.
- Т р о ф и м о в Л. Г. Электрофизиологическое исследование динамики процессов возбуждения и торможения в различных структурах мозга при условнорефлекторной деятельности. Научная конференция Отделения клинической медицины и медико-биологических наук Академии медицинских наук СССР, посвященная проблемам физиологии и патологии нервной системы. Тезисы докладов. М., 1956, стр. 100—103.
- Т р о ф и м о в Л. Г. Исследования электрических потенциалов структур коры и подкорки головного мозга при выработке оборонительных и пищевых условных рефлексов у собак. В кн.: Вопросы электрофизиологии и энцефалографии. М., 1960, стр. 344.
- Т р о ф и м о в Л. Г., Л ю б и м о в Н. Н., Н а у м о в а Т. С. Исследование электрической активности ретикулярной формации ствола мозга и основных афферентных путей в хроническом эксперименте на собаках. В кн.: Структура и функции ретикулярной формации и ее место в системе анализаторов. М., 1959, стр. 215—231.
- Т ы ш е ц к и й А. И. О возбудимости элементов спинного мозга электрическим раздражением. СПб. 1870.



- Федоров Н. А. и Шноль С. Э. Изучение методом меченых атомов распределения аминазина в организме и путей выведения. Журнал невропатологии и психиатрии имени Корсакова, 1956, 56, 2, 139—145.
- Филимонов И. Н. Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Großhirnrinde des Menschen. I. Psychol. Neurol., 1929, 39, 323, 380.
- Филимонов И. Н. Über die Variabilität der Großhirnrindenstruktur. Mitt. 1: Allgemeine Betrachtungen. I. Psychol. Neurol. 1931, 42, 210—230; Mitt. 2: Regio occipitalis beim erwachsenen Menschen. I. Psychol. Neurol., 1932, 44, 1—96; Mitt. 3: Regio occipitalis bei höheren und niederen Affen. I. Psychol. Neurol., 1933, 45, 69—137.
- Филимонов И. Н. Локализация функций в коре большого мозга. Невропатология и психиатрия, 1940, IX, 1, 14—25.
- Филимонов И. Н. К вопросу о рациональной классификации архитектурных формаций коры большого мозга на основании изучения онтогенеза. Невропатология и психиатрия, 1948, VII, 1, 21—27.
- Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. М., изд. АМН СССР, 1949.
- Филимонов И. Н. Цитоархитектоника. Классификация архитектурных формаций. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, стр. 11—32.
- Филимонов И. Н. Эволюция коры больших полушарий и учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Журнал высшей нервной деятельности, 1951, 4, 506—520.
- Филимонов И. Н. Архитектоника и локализация функций. Многотомное руководство по неврологии. Т. I. Кн. 2. М., 1957, стр. 147—161.
- Филимонов И. Н. Общие закономерности развития большого мозга. В кн.: Неврологические проблемы. Л.—М., 1960, стр. 93—101.
- Фриду С. Ю. Артериальное кровоснабжение ограда (claustrum) и прилегающих к ней наружной и внешней сумок белого вещества (capsulae externa et extrema) головного мозга человека. В кн.: Материалы по морфологии нервной системы и ее кровоснабжению. М., 1957, стр. 61—67.
- Хайкина Б. И. Обмен полисахаридов в головном мозгу. Автореф. дисс. докт. Киев, 1959.
- Хананашвили М. М. Взаимодействие корковой части зрительного и двигательного анализаторов после перерыва ассоциационных связей неокортекса. Физиологический журнал СССР имени Сеченова, 1958, 44, 10, 911—921.
- Хананашвили М. М. Экспериментальное исследование центральных механизмов зрительной функции. Л., 1962.
- Хечинашвили С. Н. Вестибулярная функция. Тбилиси, 1958.
- Хилов К. Л. Кора головного мозга и вестибуло-соматические рефлексy. Вестник оториноларингологии, 1951, 1, 6—16.
- Цинда Н. И. Некоторые морфологические данные о развитии коры головного мозга человека после рождения (на материале изучения коры лимбической области). В кн.: Труды 2-й научной конференции по вопросам возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1959, стр. 421—429.
- Цинда Н. И. Развитие лимбической области мозга человека после рождения. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, стр. 87—101.
- Цинда Н. И. Развитие лимбической области мозга человека после рождения (цитоархитектоническое и нейронное строение). Дисс. канд. М., 1960.
- Цинда Н. И. Развитие нейронов коры заднего отдела лимбической области в постнатальном онтогенезе у человека. В кн.: Материалы 5-й научной конференции по вопросам возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1961, стр. 135—136.
- Черкасова Л. С., Заболоцкая Г. М., Кукушкина В. А., Колдобская Ф. Д. и Рембергер В. Г. Влияние выключения периферических концов светового, слухового и обонятельного анализаторов на некоторые биохимические показатели. В кн.: Биохимия нервной системы. Киев, 1954, стр. 162—170.
- Черниговский В. Н. Интероцепторы. М., 1960.
- Чугунов С. А. Электродиагностические исследования при различных формах эпилепсии. В кн.: Проблемы судебной психиатрии. Сб. 6. М., 1947.
- Чугунов С. А. Клиническая электроэнцефалография. М., Медгиз, 1956.
- Шабаташ А. Л. Цитология гликогеновых накоплений в двигательных клетках нормальной нервной системы. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1939, VII, 5, стр. 419—423.



- Ш а б а д а ш А. Л. Гистохимические индикаторы углеводного обмена интернейральных синапсов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1944, XVIII, 12, 56—60.
- Ш а б а д а ш А. Л. Гликогеновая загрузка межнейрального синапса и ее функциональные последствия. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1945, XIX, 1—2, 30—33.
- Ш е в ч е н к о Ю. Г. Вариабильность строения коры большого мозга. Сообщение 2-е. Нижнепарietальная область у антропоморфных обезьян. Труды Института мозга. Т. 2. М., 1936, стр. 155—202.
- Ш е в ч е н к о Ю. Г. Вариабильность строения коры большого мозга. Сообщение 3-е. Нижнепарietальная область у промежуточной группы обезьян. Труды Института мозга. Т. 3/4. М., 1938, стр. 363—392.
- Ш е в ч е н к о Ю. Г. Нижняя теменная область. Сообщение IV. Нижнетеменная формация у низшего антропоида. Труды Института мозга. Т. V. М., 1940, стр. 233—272.
- Ш е в ч е н к о Ю. Г. Индивидуальные и групповые варианты строения коры большого мозга (нижнетеменной области) современных людей. Вестник АМН СССР, 1956, в. 5.
- Ш е р с т н и к о в а Е. Н. Артерия зрительного бугра человека. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1961, 40, I, 91—95.
- Ш к о л ь н и к - Я р р о с Е. Г. К морфологии зрительного анализатора. Журнал высшей нервной деятельности, 1954, 4, 2, 289—304.
- Ш к о л ь н и к - Я р р о с Е. Г. О нейронной структуре зрительного анализатора. Проблемы физиологической оптики, 1958, 12, 429—438.
- Ш к о л ь н и к - Я р р о с Е. Г. О различиях нейронов коркового конца зрительного анализатора кролика и собаки. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, стр. 169—184.
- Ш к о л ь н и к - Я р р о с Е. Г. Нейроны зрительной коры человека. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1960, 38, 2, 24—38.
- Ш м е л ь к и н Д. Г. Электроэнцефалограмма и ее клиническое значение. Сообщение 2-е. Нарушения альфа-ритма при некоторых односторонних поражениях головного мозга. Советская психоневрология, 1939, 6, 4—53.
- Ш м е л ь к и н Д. Г. Электроэнцефалограмма и ее клиническое значение. Сообщение 4-е. Медленные колебания потенциала при патологических очагах в головном мозгу. Вопросы нейрохирургии, 1941, 4, 33—39.
- Ш м е л ь к и н Д. Г. Электроэнцефалограмма и ее клиническое значение. Сообщение 5-е. Труды 15-й сессии Украинского психоневрологического института. Т. 24. Харьков, 1949, стр. 53.
- Ш п и л ь б е р г П. И. Адаптация коры большого мозга человека к длительному раздражению светом и звуком и следовая депрессия ритмов. Физиологический журнал СССР, 1940, 28, 2—3, 203—209.
- Ш п и л ь б е р г П. И. Об электроэнцефалограмме человека. Физиологический журнал СССР, 1940, XXVIII, 2—3, 195—201.
- Ш п и л ь б е р г П. И. Развитие учения об электрических явлениях в коре головного мозга. Успехи советской биологии, 1940, XII, 2, 290.
- Ш п и л ь б е р г П. И. Электроэнцефалограмма человека в норме и патологии. В кн.: Проблемы современной физиологии, биохимии и фармакологии. Труды VII Всесоюзного съезда физиологов. Т. I. М., 1949, стр. 131—132.
- Щ е р б а к А. Е. Клинические лекции по нервным и душевным болезням. Варшава, 1901.
- Э д р и а н Э. Д. Механизм нервной деятельности (электрофизиологическое изучение нейрона). М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Я к о в л е в В. А. Теоретические основы гистохимических методов исследования ферментов и белков. В кн.: Гистохимические методы в нормальной и патологической морфологии. М., 1955, стр. 5—27.

#### б) и н о с т р а н н я я

- A b o o d L. G. Oxidative esterification of phosphate by neural tissue. Am. J. Physiol., March, 1952, 168, 739—741.
- A b b e r s W. Inhibition in the nervous system and  $\gamma$ -aminobutyric acid. Proceed. of Intern. Symp., 1960, Ed. E. Robert.



- Achlin F. A. Electroencephalogram associated with epilepsy. *Arch. Neurol. Psychiatr.*, 1944, 52, 4, 270—289.
- Adrian E. D. Rhythmic discharges from the thalamus. *J. Physiol. (Lond.)*, 1951, 113, 9P.
- Adrian E. D. The physiological basis of perception. In "Brain mechanisms and consciousness". A Symposium, Oxford, 1954, 237—243 and group discussion.
- Agduhr E. Studien der postembryonale Entwicklung der Neuronen. *J. f. Psychol. u. Neurol.*, 1920.
- Aldridge W. N. and Johnson M. K. Cholinesterase, Succinic Dehydrogenase, Nucleic Acids, Esterase and Glutathione Reductase in Sub-cellular Fractions from Cat Brain. *Bioch. J.* 73, 270—276, 1959.
- Ansell G. B. Structure and function of the cerebral cortex. Intern. meeting of neurobiol. Amsterdam, 1959. Bd. 25, Ergsh. 2, S. 461—626.
- Apathy St. Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformiert werden? *Biol. Zbt.*, 1889/90, Bd. 9.
- Apathy St. Über das leitende Element des Nervensystems und seine Lagebeziehungen zu den Zellen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. *Cpt-Rend. des seances du 3me Congrès Intern. de Zoologie*, Sept., 1895.
- Apathy St. Nach Bemerkungen zu den Ergebnissen Ramon J. Cajals hinsichtlich der feineren Beschaffenheit des Nervensystems. *Anat. Anz.*, 1907, 3, 481—496 und 523—544.
- Ashby. Parallelism between quantitative incidence of carbonic anhydrase and functional levels of central nervous system. *J. Biol. Chem.* 1944, 152, 235—240, Feb. 1955, 2, 671; 156, 323, 1, 331.
- Bailey P. The seat of the soul. *Perspective in Biology a. Medicine (Chicago)*, 1959, 2, 4.
- Barker D. The innervation of muscle-spindle, *J. micr. Sci.* 1948, Quart, 89, 143—186.
- Barker L. The nervous system and its constituent neurons, N. Y. 1899.
- Barns W. T., Magoun H. W. a. Ranson Y. W. The ascending auditory pathway in the brain-stem of the monkey. *J. comp. Neurol.* 1943, 79, 129.
- Baumgartner G. Reaktionen einzelner Neuronen im optischen Cortex der Katze nach Lichtblitzen, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 1955, 261, 457—469.
- Beck E., Meyer A. and Y. Le Beau. Efferent connexions of the human prefrontal region with reference to fronto-hypothalamic pathways. *J. Neur. Neurosurg. Psychiatr.* 1951, 14, 295—302.
- Berger H. Über das Elektrenkephalogramm des Menschen, *Archiv. f. Psychiatrie*, 1931, 94, 16—60; 1932, 97, 6—26; 1932, 98, 231—254; 1933, 99, 555; 1933, 100, 301—320; 1933, 101, 45, 452; 1934, 102, 538—577; 1936, 104, 678—689.
- Berger H. Das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Münch. med. Wschr.* 1932, 1636—1638, Oct. 7.
- Bernard C. Influence du grand sympathique sur la sensibilité et sur la calorification, *C. R. Soc. Biol. Paris*, 1851, 3, 163—164.
- Bethe A. Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, 1903.
- Bishop G. H. The interpretation of cortical potentials. *Cold Spring Harbour Symposia of Quantitative Biology*, 1936, IV, 305—319.
- Bishop G. H. Potential phenomena in thalamus and cortex. *EEG a. clin. Neurophysiol.*, 1949, 1, 421—436.
- Bochefontaine. Recherches expérimentales sur les lésions de l'encéphale produites par des chocs violents de la voûte du crâne. *C.R. Soc. Biol.*, 1880, 6, 57—63, Paris.
- Bonnet V. a. Bremer F. Interprétation des réactions rythmiques prolongées des aires sensorielles de l'écorce cérébrale. *EEG. a. Clin. Neurophys.*, 1950, 2, 389—400, XI.
- Boog S. Structure and function of the cerebral cortex. *Int. meet. neurob.*, Amsterdam, 1959, 21.
- Booy J. J. Cerebral function and chemical composition. In *Structure and Function of the Cerebral Cortex*. *Int. meet. neurob.* Amsterdam, 1960, 358—364.
- Brazier A. B. a. Finesinger J. E. Characteristics of the normal electroencephalogram; study of occipital cortical potentials in 500 normal adults. *J. Clin. Investig.* 1944, 23, 303—311, May.
- Bremer F. Cerveau isolé et physiologie du sommeil. *C.R. Soc. de Biol., Paris*, 1935, 118, 1235—1241.
- Bremer F. Nouvelles recherches sur le mécanisme du sommeil. *C.R. Soc. de Biol., Paris*, 1936, 122, 460—464.



- Bremer F. L'activité électrique de l'écorce cérébrale et le problème physiopathologique du sommeil. *Bull. Soc. Ital. Biol.*, 1938, *ser.*, 13, 271—290.
- Bremer F. The neurophysiological problem of sleep. In: *Brain Mechanisms and Consciousness*, 137—158. Oxford, 1954.
- Bremer F. a. Bonnet V. Caractères généraux de la réponse du cervelet à une volée d'influx afférents. *J. Physiol., Path. gén.*, 1951, 43, 662—663.
- Bremer F. a. Bonnet. Convergence et interaction des influx afférents dans l'écorce cérébelleuse, principe fonctionnel du cervelet. *J. Physiol. Path. gén.*, 1951, 43, 665—667.
- Brocia P. (F) Recherches sur la localisation de la faculté du langage articulé. In: *Exposé des titres et travaux scientifiques*, 1868.
- Brodal A. Present status of our knowledge of olfactory system of brain. *Schweiz. med. Wschr.*, 77, 971—977, Sept. 1947.
- Brodal A. Amygdaloid nucleus in rat. *J. comp. Neurol.* 1947, 87, 1—16, Aug.
- Brodal A. A., Kaada B. Exteroceptive and proprioceptive ascending impulses in the pyramidal tract of cat. *J. Neurophys.*, 1953, 16, 567—586.
- Brodman K. Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Leipzig, 1909 und 1925.
- Brody T. M. and Bain I. P. Mitochondrial preparation from mammalian brain, 1952, April, *J. Biol. Chem.*, 195, 685—696.
- Burgen A. S. V. and Chipman L. M. Cholinesterase and succinic dehydrogenase in central nervous system of dog. *J. Physiol.* 1951, 296—305, July 31, 114.
- Cajal R. S. Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés, V. 1—2. Paris, 1909—1911; Madrid, 1952.
- Cajal R. S. Studies on cerebral cortex. London, 1955.
- Cajal R. S. Die Neurinlehre. In: *Handbuch d. Neurologie*. Hrsg. von O. Bumke u. O. Foerster. Bd. 1. Berlin, 1935, SS. 887—994.
- Campbell A. W. Histological studies on the localization of cerebral function. Cambridge, Univ. Press. 1905.
- Casperson T. Über den Aufbau der Strukturen des Zellkernes. Berlin—Leipzig, 1936 (1850).
- Chambers W. W. Electrical stimulation of the interior of the cerebellum of cat. *Am. J. Anat.*, 1947, 80, 55—93.
- Chambers W., Austin G. a. Lilly Y. Positive pulse stimulation of anterior sigmoid and precentral gyri: electric current threshold dependence on anaesthesia, pulse duration and repetition frequency. *Fed. Proc.*, 1950, 9, 21—22.
- Chambers W. and Sprague J. M. Differential effects of cerebellar anterior lobe cortex and fastigial nucleus on postural tonus in the cat. *Science*, 1951, 114, 324—395.
- Chang H. T. The repetitive discharge of corticothalamic reverberating circuit. *J. Neurophys.* 1950, 13, 235—257.
- Chang H. T. Cortical neurons with particular reference to apical dendrites. In: *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 1952, 17, 189—202.
- Chang H. T. Pericorpuscular and paradendritic excitation in the central nervous system. В кн.: *Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем*. Сборник, посвященный И. М. Бериташвили, 1956, Тбилиси, стр. 43—52.
- Chang H. T. (Чанг) Некоторые данные об изменениях возбудимости корковых и подкорковых нейронов и возможная роль этих изменений в процессе выработки условных рефлексов. Международное совещание по электроэнцефалографии высшей нервной деятельности. Москва, 1958.
- Chang H. T. The evoked potentials. In: *Handbook of Physiology*. Vol. 1. Washington, 1959, p. 299.
- Clark (Le Gros) W. E. L. A. Ward J. W. Responses elicited from cortex of monkeys by electrical stimulation through fixed electrodes. *Brain*, 1948, 71, 322—324.
- Clark (Le Gros), W. E. Beattie, Riddoch G. a. Dott M. The Hypothalamus. Morphological, functional clinical and surgical aspects. Edinburgh-London, 1938.
- Clark (Le Gros) W. E. Anatomical relationship between cerebral cortex and hypothalamus. *Brit. Med. Bull.*, 1950, 6, 341—345.
- Clark (Le Gros) W. E. L. Structure and connections of thalamus. *Brain*, 1932, 55, 406—470. Sept.
- Clark (Le Gros) W. E. L. Functional localization in thalamus and hypothalamus. *J. Med. Sci.* March, 1935, 82, 99—118.
- Clark (Le Gros), W. E. Anatomical relationship between cerebral cortex and hypothalamus. *Brit. Med. Bull.*, 1950, 6, 341—345.



- Clark (Le Gros) W. E. L. a. Durward A. The anatomy of the nervous system. Oxford—London—New York—Toronto, 1956.
- Clark (Le Gros) W. E. a. Meyer M. The terminal connections of the olfactory tract in the rabbit. *Brain*, 1947, 70, 304—328.
- Claude H. et Lehrmitte J. *Presse Médic.*, 1917, 25, 417—418.
- Cobb W.A. Rhythmic slow discharges in electroencephalograms. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 1945, 8, 65—78.
- Collins E. H. Localization of an experimental hypothalamic and midbrain syndrome stimulating sleep. *J. comp. Neurol.*, 1954, 100, 661—697.
- Craigie E. The architecture of the cerebral capillary bed. *Biol. Rev. Cambridge Physoph. Soc.*, 1945, 20, 4, 133—146.
- Creutzfeldt O., Baumgartner G. u. Schoen L. Reaktionen einzelner Neuronen des sensomotorischen Cortex nach elektrischen Reizen: I. Hemmung und Erregung nach direkten und kontralateralen Einzelreizen. *Arch. Psychiat. Z. Neurol.*, 1956, 194, 599—619.
- Davis P. A. Evaluation of electroencephalograms of schizophrenic patients. *Am. J. Psychiat.*, Jan., 1940, 96, 851—860.
- Delgado D. a. Anand B.K. Increase of food intake induced by electrical stimulation of the lateral hypothalamus. *Amer. J. Physiol.*, 1953, 172, 162—168.
- Delgado J. M. R. Evaluation of permanent implantation of electrodes within the brain. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1955, 7, 4, 637—644.
- Delgado J. a. al. Evoking conditioned fear by electrical stimulation of subcortical structures in the monkey brain. *J. comp. Physiol. Psychol.* 1956, 49, 4, 373—379.
- Delgado J., de Florida F. A. Lasting effects on behaviour evoked by cerebral stimulation of the cat. *Am. J. Physiol.*, 1955, 183, 3.
- Delgado J. a. Livingston R. B. Motor representation in the frontal swell of the cat. *J. Biol. Med.* 1956, 28, 3—4, 245—252.
- Dempsey E. W. a. Morison R. S. Production of rhythmically recurrent cortical potentials after localized thalamic stimulation. *Am. J. Physiol.*, Jan., 1942, 135, 293—300.
- De Robertis E. D., Bennett H. S. Some features of the submicroscopic morphology of synapses in frog and earth worm. *J. Biochys. Bickem. lytol.* 1955, 1, 47—58.
- Descartes R. (Декарт) Начало философии, 1645. Страсти души. Избранные произведения. М.—Л., 1950.
- Dixon T. E. and Meyer A. Respiration of brain, 1936, *Bioch. J.*, Sept., 1936, 30, 1577, 1582.
- Dixon K. C. Glycolysis and cytochemistry of cerebral cortex. *J. Physiol.*, 1953, 120, 3, 267—277, May, 28.
- Dixon K. C. Differentiation of chromophilic and chromophobic neurone. *J. Anat.*, 1958, 92, 3.
- Dubois R. S. Le centre du sommeil. *C. R. Soc. Biol.*, 53, 1901, 229—230; 231—232.
- DuBuy H. G., *Neurology*, 1958, 8, 1, 69.
- Dusser de Barenne J. C. a McCulloch W. S. Sensorimotor cortex nucleus caudatus and thalamus opticus. *J. Neurophysiol.*, 1938, 1, 69—85.
- Dusser de Barenne J. G. a. McCulloch W. S. Functional organization in sensory cortex of monkey (*Macaca mulatta*). *J. Neurophysiol.*, Jan. 1948, 1, 69—85.
- Eccles J. C. Hypothesis relating to the brain mind problem. *Nature*, 1959, 168, 4263.
- Eccles J. C. *The Neurophysiological Basis of Mind*. Oxford, Clarendon Press, 1959.
- Echlin F. A. Electroencephalogram associated with epilepsy. *Arch. Neurol. Psychial.* 1944, 52, 4, 270—289.
- Economo C. Einführung in den Zellaufbau der Großhirnrinde des Menschen, Berlin Springer, 1927.
- Economo C. Nochmals zur Frage der arealen Grenzen in der Hirnrinde (Antwort auf die Vogtschen Darstellungen). *Z. ges. Neurol. Psychiat.* 1930, 124, 309—316.
- Economo C. u. Horn L. Über Windungsrelief, Masse und Rindenarchitektonik der Supratemporalfläche, ihre individuellen und ihre Seitenunterschiede. *Z. ges. Neurol. Psychiat.*, 1930, 130, 678—757.
- Elliott K. A. C. Metabolism of brain tissue slices and suspensions from various mammals. *J. Neurophysiol.*, 1948, 11, 6, 473—484, Nov.
- Elliott K. A. C. a. Heller J. H. In the book "Metabolism of the nervous system". Ed. by D. Richter, 1957, 286.
- Elliott K. A. C., Pagel H. a. Quastel J. H. Ed. *Neurochemistry. The chemical dynamics of brain and nerves*. Springfield, 1955.



- E v a r t s E. V. Effect of ablation of prestriate cortex on auditory-visual association in monkey. *J. Neurophysiol.*, May, 1952, 15, 191—200.
- E w a l d J. R. Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden, 1892.
- E w a l d J. R. Über künstlich erzeugte Epilepsie. *Berl. Klin. Wschr.*, 1898.
- F e d b e r g W., V o g t M. Acetylcholine synthesis in different regions of the central nervous system. *J. Physiol.*, 107, 372, 1948.
- F e r r i e r D. Die Funktionen des Gehirns. Braunschweig, 1879.
- F e r s i e r D. Vorlesungen über Hirnlokalisation. Leipzig-Wien, 1892.
- F i n l e y R. H. a. L e s k o J. M. EEG studies of 9 cases with major psychoses receiving metrazol. *Am. J. Psychiat.*, 1941, 98, 185—191, IX.
- F l e c h s i g P. Meine myologenerische Hirnlehre, Berlin, 1927.
- F l e x n e r L., F l e x n e r J., R o b e r t R., d e l a H a b a G. Lactic dehydrogenases of the developing cerebral cortex and liver of the mouse and guinea pig. *Developm. Biol.*, 1960, 2/4, 313—328.
- F o r e l A u g. Über die Theorie des Neuronen. Aus dem Correspondenzblatt f. Schweizer Ärzte. 1892. Jahrg. XXII; u. Gesellschaft der Ärzte des Kantons Zürich.
- F o r e l A u g. Einige Worte zur Neuronenlehre. *J. Psychol, Neurol.*, 1904—1905, IV, 231—236.
- F r e n c h J. D. a. M a g o u n N. W. Effects of chronic lesions in central cephalic brain system of monkeys. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1952, 68, 591—604.
- F r e n c h J. D. V e s z e a n o, M a g o u n N. W. An extralemniscal sensory system in the brain. *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 1953, 69, 505—518.
- F o r b e s A. Cortical response to sensory stimulation under deep barbiturate narcosis. *J. Neurophysiol.*, 1939, 2, 112—128.
- F o x C. A. The mammillary peduncle and ventral tegmental nucleus in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1941, 75, 411—425.
- F r i e d e R. L., *J. Histochem.*, 1958, 6, 347; *J. Neurochem.*, 1959, 4/4, 290—303; *J. Neurochem.*, 1959, 5, 4, 156, *J. Neurochem.*, 1961, 6, 3, 190.
- F u l t o n, J. F. Functional localization in relation to frontal lobotomy, New York, Univ. Press. 1949.
- F i l t o n J. F. Physiology of the Nervous System. London, New York—Toronto, 1949.
- C a l a m b o s R. A Glia-neural theory of brain functions. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 1961, 471, 129—136.
- G a l l F. Introduction au cours de physiologie du cerveau, 1808, Paris.
- G a r d n e r E. a. N o e r R. Projection of afferent fibres from muscles and joints to cerebral cortex of cat. *Am. J. Physiol.*, 1952, 168, 437—441, II.
- G e r a r d R. W. Factors controlling brain potentials. In: Cold Spring Harbour Symposia Quantitative Biology, 1936, Vol. IV.
- G e r a r d R. W. In the book "Neurochemistry", Ed. by Elliott, page 458, 1955.
- G e r e b t z o f f M. A. Proceed of the Inter. Neuroch. Sympos. New York, 1955, 315.
- G i b b s F. A., G i b b s E. L. Atlas of electroencephalography. Cambridge, 1950—1955, 2, Ed. 1—2.
- G i b b s F. A., G i b b s E. L. a. L e n n o x W. G. Relationship in man of cerebral activity to blood flow and to blood constituents. *J. Neurol. Psychiatr.* July, 1938, 1, 211—225.
- G i b b s F. A., G i b b s E. L. a. L e n n o x W. G. Electroencephalographic classification of epileptic patients and control subjects. *Arch. Neurol. Psychiatr.*, Aug. 1934, 50, 111—128.
- G i b b s F. A., G i b b s E. L. a. L e n n o x W. G. Effects on electroencephalogram of certain drugs which influence nervous activity. *Arch. In. Med.*, July, 1937, 60, 154—166.
- G l i c k D. Techniques of histo- and cyto-chemistry, 1949 (pyeck., M., 1950).
- G o l d s t e i n K. Lokalisation in der Großhirnrinde. In: Bethe-Embsden Handb. d. Physiol. Berlin, 1927, 10, 600—842.
- G o l d s t e i n K. After-effects of Brain Injuries in War. London, 1942.
- G o l d r i n g S. a. O' L e a r y I. Experimentally derived correlates between EEG and steady cortical potential. *J. Neurophys.*, 1931, 14, 273—288, VII.
- G o l g i C. Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems. Aus italien. übers. Text u. Atlas. Jena, 1894.
- G o l g i C. La doctrine du neurone. Théorie et faits. Stockholm, 1907.
- G o l l a F. L. a. W i n t e r A. L. Analysis of cerebral responses to flicker in patients complaining of episodic headache. *EEG Clin. Neuroph.*, 1959, XI, 539—549.



- Graigie E. H. The architecture of the cerebral capillary bed. *Biolog. Rev. of the Cambridge Philosoph. Soc.*, 1945, 20, 4, 133—146.
- Granit R. Sensory mechanism of the retina N.Y., Toronto, Oxford Univ. Press, 1947.
- Grastyen E. Lissak K., Madaras I. a. Donhoffer H. Hippocampal electrical activity during the development of conditioned reflexes. *EEG, Clin. Neurophysiol.*, 1959, 11/3, 409—430.
- Green J. a. Arduini A. Hippocampal electrical activity in arousal. *J. Neurophysiol.*, 1954, 17, 533—557.
- Grunbaum H. S. Observations on the physiology of the cerebral cortex of the antropoid apes. *Proc. Roy. Soc. London*, 1903, 72, 152—155.
- Grundfest H. Electrical inexcitability of synoptics and some of its consequences in the central nervous system. *Physiol. Rev.*, 1957, 37, 337.
- Grundfest H. Synoptic and ephaptic transmission. In: *Handbook of Physiology*. Vol. 1. Ed. by J. Field, H.W. Magoun, V.I. Washington, 1959, p. 194—207.
- Grundfest H. Electrical field effects and synoptic potentials in the functioning of the nervous system. В кн.: *Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем. Сборник, посвященный И. С. Бериташвили*, Тбилиси, 1956, стр. 97—98.
- Grundfest H. Synoptic transmission and electrical excitation. In: *5th Conference on the nerve impulse*. New York, 1956, p. 177.
- Grundfest H. Excitation at synapses. *J. Neurophysiol.*, 1957, XX, 3, 316—324.
- Grundfest H. a. Purpura D.P. *Nature*. London, 1956, 178, p. 416.
- Guillain G., Bertrand I. *Anatomie topographique du système nerveux*. Paris, 1926.
- Haddad B. Projection of afferent fibres from knee joint to cerebellum of cat. *Am. J. Physiol.*, 1953, 172, 511—514, II.
- Halliburton W. D. *Die Biochemie der peripheren Nerven*, 1905.
- Hamberger A. J. *Neurochem.*, 1961, 8, 1, 31.
- Hampson J. L. Relationship between cat cerebral and cerebellar cortices. *J. Neurophysiol.* 1949, 12, 37—50.
- Hard W. L. a. Petterson A. C. *The anatomical record*, 1950, 108, N. 1, 57.
- Harrisson F. Attempt to produce sleep by diencephalic stimulation. *J. Neurophysiol.* 1940, 3, March, 156—165.
- Henschen S. *Lichtsinn und Farbensinnzellen im Gehirn*. Stockholm, 1930.
- Herrick C., Judson. *The evolution of human nature*. Austin, University of Texas press, 1956.
- Hess W.R. *Hypothalamus und Thalamus*. Stuttgart, 1956.
- Hess W.R. The diencephalic sleep centre. In "Brain mechanisms and consciousness." Oxford, 1954, 117—125.
- Hess W. R. *Die Organisation des vegetativen Nervensystems*. Basel, 1948.
- Hass H. H. a. Pope A. J. *Neurochem.* 1960, 5, 207.
- Higgins J. W., Mahl G. F., Delgado J. a. Hamlin H. Behavioural changes during intracerebral electrical stimulation. *Arch. Neurol. Psychiatr.*, 1956, 76, 4, 399—419.
- Hill D.K. Letter to the editors. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1953, 5, 3.
- Hill D. Book review. *Atlas of electroencephalography* (II edition), Vol. I. Methodology and normal controls. By Gibbs F.A. and Gibbs E.L. 1950, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 1953, 5, 1, 139—141.
- Himwich H. E. and Fazekas J. F. Comparative studies of metabolism of brain of infant and adult dogs. *Am. J. Physiol.*, 1941, 132, 454.
- His W. *Die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate*. Leipzig, 1904.
- Holl M. Über die Insel des Menschen- und Antropoidenhirns. *Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt.*, 1902, 1—2, 1.
- Hugelin A. Les bases physiologiques de la vigilance. *Encéphale*, 1956, 45/3, 267—292.
- Hunt C. C. The reflex activity of mammalian small-nerve fibres. I. *Physiol.*, 1951, 115, 456—469.
- Hyden H. Protein metabolism in the nerve cell during growth and function. *Acta Physiol. Scand.*, 1943, 6, suppl. 17. Stockholm.
- Hyden H. a. Pigon A. J. *Neurochem.* 1960, 6, 57.
- Hyden H., 1961. Рефераты секции сообщений V.M.B.K.T.I., 476.
- Ingwar D. H., Söderberg U. The cerebral blood flow during different EEG responses elicited by brain stem stimulation. *EEG Clin. Neurophysiol.* 1957, 371, IX.



- Jackson H. Selected writings. London, 1932.
- Jasper H., Droogleevers-Fortyn J. Experimental studies of the functional anatomy of petit mal epilepsy. *Ass. Res. Nerv. ment. Dis.*, 1947, 26, 272—298.
- Jasper H. Reticular-cortex system and theories of the integrative action of the brain. In: *Biological and biochemical basis of behaviour*. Madison, 1958, 20—37.
- Jasper H. H. Book review. *Atlas of electroencephalography*, Vol. 2. Epilepsy. By Gibbs F.A. and Gibbs E.L., 1953, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1953, 5, 1, 142—143.
- Jasper H. a. Penfield W. Electroencephalogram in post-traumatic epilepsy. *Amer. J. Psychiat.*, 1943, 100, 3, 365, 377.
- Kappers A. C. Z. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. New York, 1936, V. 1—2.
- Kety S. S. a. Schmidt C. E. The nitrous oxide method for the quantitative determination of cerebral blood flow in man; theory, procedure and normal values. *J. Clin. Invest.*, 1948, 27, 476.
- Kety S. S. a. Schmidt C. F. The determination of cerebral blood flow in man by the use of nitrous oxide low concentrations. *Am. J. Physiol.*, 1945, 143, 53—66.
- Kirsche W. Synaptische Formationen im Ganglion steller des Menschen. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, 1954, 60, 3, 399—466.
- (Kirsche W). Кирша. К вопросу о межнейрональных связях в ганглиях вегетативной нервной системы. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1957, XXXIV, 5, 88—91.
- Kleist K. *Gehirnpathologie*. Leipzig, 1934.
- Knott J. R. a. Ingram W. R. The EEG of cats with thalamic lesions. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1951, 3, 379.
- Koelle G. B. The histochemical localization of cholinesterases in the central nervous system of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1954, 100, 211—235.
- Koelle G. B. Cholinesterases of the central nervous system. *J. Neuropath. Exp. Neur.*, 1955, 14, 1, 23—27.
- Kölliker A. *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. 6. Aufl. Bd. 2, Hälfte 1—2. Leipzig, 1893—1896.
- Knowles N. B. Implanted electrodes for stimulating or recording from deeplying brain structures. *Proc. Soc. Exp. Biol.*, 1951, 76, 315—320. N. Y.
- Korey S. R., Orchen M. J. *Neuroch.*, 1959, 1, 3, 277.
- Kornmüller A. E. Architektonische Lokalisation bioelektrischer Erscheinungen auf der Großhirnrinde. Untersuchungen am Kaninchen bei Augenbelichtung. *J. Psychol. Neurol.*, 1932, 44, 447—459.
- Kornmüller A. E. Die Ableitung bioelektrischer Effekte architektonischer Rindenfelder vom uneröffneten Schädel. *J. Psychol. Neurol.*, 1933, 45, 2—3, 172—184.
- Kornmüller A. E. Ansatz zu einer biologischen Theorie der endogenen Psychosen und zu einer entsprechenden Therapie. *Jahrbuch 1957 der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften*, 93—103.
- Kremer W. F. Automatic and somatic reactions induced by stimulation of cingular gyrus in dogs. *J. Neurophysiol.*, Sept. 1947, 10, 371—379.
- Kubie L. S. Discussion on papers Drs Cobb and Penfield at the 76th Annual Meeting of Amer. Neurol. Assoc. June, 1951, *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1952, 67, 2, 191—194.
- Kubie L. S. Psychiatric and psychoanalytic consideration of the problem of consciousness. In: *"Brain mechanisms and consciousness"*. Oxford, 1954, p. 444.
- Kuhlenbeck H. *The human diencephalen*. Basel. N. Y. 1944.
- Lashley K. S. Basic neural mechanisms in behaviour. *Psychol. Rev.*, 1930, 37, 1—24, Jan.
- Lashley K. S. Functional determinants of cerebral localization. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1957, 38, 371—381.
- Lashley K. S. Dynamic proceses in perception. In: *"Brain mechanisms and consicuousness."* Oxford, 1954, 422—437.
- Lashley K. S. The relation between cerebral mass, learning and retention. *J. Comp. Neurol.*, 1926, 41, 1.
- Legendre R. Le sommeil. In: *Traité de physiologie normale et pathologique*. Sous la Dir. de G. H. Roger et de L. Binet. v. IX. Système nerveux. Paris, 1933, 453—494.
- Lennox M. A., Dunsmore K. H., Epstein J. A., Pribram K. H. Electrocorticographic effects of stimulation posterior orbital, temporal and cingulate areas of macaca mulata. *J. Neurophysiol.*, 1950, XIII, 5, 383—388.
- Lennox W. G. Physiological pathogenesis of epilepsy. *Brain. March.*, 1936, 59, 113—121.
- Lennox W. G. Electrophysiology and epilepsy. *Am. J. Psychiat.*, 1942, 98.



- Lennox W. G. "Petit mal" epilepsies: their treatment with tridione. J.A.M.A., 1945, 129, 1069—1074, Dec. 15.
- Lewin P. M. a. Bradford F. K. The exact origin of the cortico-spinal tract in the monkey. J. Comp. Neurol., 1948, 68, 411—422.
- Li C. L. The inhibitory effect of stimulation of a thalamic nucleus on neuronal activity in the motor cortex. J. Physiol., 1956, 133, 40—53.
- Li Choh-Lun, Cullen C. a. Jasper H. Laminar microelectrode studies of specific somatosensory cortical potentials. Y. Neurophysiol., 1956, 19/2, 111—130.
- Liddell E. G. a. Phillips C. G. The sholds of cortical representation. Brain, 1950, 73, 2, 125—140.
- Liddell E. G. The problem of cortico-spinal pathways. В кн.: Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем. Сборник, посвященный 70-летию И. С. Беритова. Тбилиси, 1956, стр. 151—159.
- Lindsley D. B., Bowden J. W., Magoun H. W. Effect upon the EEG of acute injury to the brain stem activating system. EEG Clin. Neurophysiol., 1949, 1/H, 475—486.
- Lindsley D. B. a. Cotts. Focci of activity of alpha rhythm in human. EEG J. Exp. Psychol., 1938, 23, 159—171, VIII.
- Lindsley D. B., Schreiner L. H., Knowles W. B., Magoun H. W. Behaviour and EEG changes following chronic brain stem lesions in the cat. EEG Clin. Neurophysiol., 1950, 2, 483—498.
- (Lischack K.) Лишак К., Кармос Г., Граштиан Е. Электрофизиологические исследования сноподобных явлений у кошки. Из кн.: Структура и функция нервной системы. Материал научной конференции Института мозга АМН СССР. М., 1960, стр. 41—42.
- Lorente de No R. Studies on structure of cerebral cortex. J. Psychol. Neurol., 1934, 45, 381—438. II. J. Psychol. Neurol., 1934, 46, 113—177.
- Lorente de No R. In: Fulton's physiology of the nervous system. London — Toronto — New York, 1938, 291—325.
- Lowry O. H. Quantitative histochemistry of brain. Histological sampling. J. Histochem., 1953, 1, 420—428.
- Lowry O. H., Roberts N. R., a. Farr A. L. Quantitative histochemistry of brain. Chemical methods. J. Biol. Chem. March., 1954, 207, 1, 1—17.
- Lowry O. H. In: Biochemistry of the developing nervous system. Ed. by Wealech New York, 1955, 350.
- Lo Shley K. S. In search of the engram. Symp. of the society for experim. biol., 1956, 4, 454.
- Magoun H. W. a. Rhines B. Inhibitory mechanism in bulbar reticular formation. J. Neurophysiol., May, 1946, 9, 165—171.
- Magoun H. W. Spasticity: the stretch reflex and extrapyramidal system. Springfield, 1948.
- Magoun H. W. Caudal and cephalic influence of the brain stem reticular formation. Physiol. Rev., 1950, 30, 459—474.
- Magoun H. W. An ascending reticular activating system in the brain stem. A.M.A. Arch. Neurol. Psychiat., Chicago, 1952, Feb. 62, 145—154.
- Magoun H. W. The ascending reticular system and wakfulness. In: "Brain mechanisms and consciousness." A Symposium. Oxford, 1954, 1—25.
- Marazziti A. Some indications of cerebral humoral mechanisms. Science, 1953, 118, 367—370.
- Marchi M. Sulla fine strutture dei corpori striati dei thalamioptici. Riv. sper. di Freniatr. II, 3, 1884.
- Marinesco G. Recherches sur le noyau et le nucléole de la cellule nerveuse à l'état normal et pathologique. J. Psychol. Neurol., 1905, 5, 151—172.
- Marinesco G. La cellule nerveuse. V. 1—2. Paris, 1909.
- Marinesco G., Sager O., Kreindler A. L'électro-encéphalogramme dans certains états pathologiques. Presse méd. (46), 1938, avril 27, 650—654.
- Mauthner J. Zur Pathologie und Physiologie des Schlafes. Wien. med. Wschr., 1890, 40.
- Mendelson J. H., Grenell R. G., Ervin F. R., Llinacs R. Рефераты секционных сообщений. У. М. Б. К., 1961, т. 1, 463.
- Mettler F. Extracortical connections of the primate frontal cerebral cortex. I. Thalamo-cortical connections. J. Comp. Neurol., 1947, 86, 95—117.
- Mettler F. II. Corticofugal connections. J. Comp. Neurol., 1947, 86, 119—160.



- Mettler F. The nonpyramidal motor projections from the frontal cerebral cortex. Pres. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 27, 162—199, 1948.
- Meschian J. Radiomicrography of the autopsy brain. Radiology, 1955, 5, 770—778.
- Meyer A. a. Allison A.G. An experimental investigation of the connections of the olfactory tracts in monkey. J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., 1949, 12, 274.
- Meyer A. a. Allison A.C. J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., 1955, 18, 44.
- Meyer A., Beck E. a. McLardy T. Prefrontal leucotomy. Neuroanatomical report. Brain. March. 1947, 70, 18—49.
- Meynert T. Die Windungen der convexen Oberfläche des Vorder-Hirnes bei Menschen, Affen und Raubthieren. Arch. Psychiat., 1877, VII, 258—286.
- (Meynert T h.) Мейнерт. Психиатрия. Клиника заболеваний переднего мозга, основанная на его строении, отправлениях и питании. Т. Харьков, 1885.
- (S. Moleschoft) Молюшот. Причины и действие в учении о жизни. М. 1868.
- Monakow C. Die Lokalisation im Großhirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde. Wiesbaden, 1914.
- Moniz E. Die zerebrale Arteriographie und Phlebographie. Berlin, 1940.
- Morin F. An experimental study of hypothalamic connections in the guinea pig. J. Comp. Neurol., 1950, 92, 193—213.
- Morison R.S., Dampsey E.W. Study of thalamo-cortical relations, Am. J. Physiol., 1942, 135, 281—292, Jan.
- Moruzzi G. a. Magoun H.W. Brain stem reticular formation and activating of the EEG. EEG Clin. Neurophysiol., 1949, 1, 455—473.
- (Moruzzi G.) Морруцци Г. Топическая активность восходящей ретикулярной системы. Международное совещание по электроэнцефалографии высшей нервной деятельности. М., 1958.
- Moruzzi G. Spontaneous and evoked electrical activity in the brain stem reticular formation. Abstr. Rev. XX Inter. Physiol. Congr., Bruxelles, 1956, 269—286.
- Moruzzi G. Action de l'hypoglycémie insulinaire sur l'activité électrique, spontanée et provoquée de l'écorce cérébrale. C.R. Soc. Biol., 1938, 128, 1181—1184.
- Nachmansohn D. Choline esterase in central nervous system. Nature, 140, 427. London, Sept. 4, 1937.
- Nauta W.I.H. Hypothalamic regulation of sleep in rats. Experimental study. J. Neurophysiol., July, 1946, 9, 285—366.
- O'Leary a. Bishop A. Electrical activity of lateral geniculate of cats following optic nerve stimuli. J. Neurophysiol., 1940, 3, 308—322, VII.
- Ott I. The relation of the nervous system to the temperature of the body. J. Nerv. Ment. Dis., 1884, 11, 141—152.
- Ott I. Vaso-tonic centres in the thalami. N.Y., 1891.
- Papez J.W. Subdivision of the facial nucleus. J. Comp. Neurol. April. 1927, 43, 159—191.
- Papez J.W. Comparative Neurology. New York, 1929.
- Papez J.W. Superior olivary nucleus: its fibre connections. Arch. Neurol. Psychiat., 1930, 24, 1—20. July.
- Papez J.W. a. Rundles W. Dorsal trigeminal tract and centre median nucleus of Luys. J. Nerv. Ment. Dis., May, 1937, 85, 509—519.
- Penfield W. Memory mechanisms. A.M.A. Arch. Neurol. Psychiat., 1952, 67, 2, 178—191.
- Penfield W. and Jasper H. Epilepsy and the functional anatomy of the human brain. Boston, 1954 (русск. м., 1954).
- Penfield W. and Rasmussen T. The cerebral cortex of man. New York, 1950.
- Pfeifer R. A. Die Angioarchitektonik der Großhirnrinde. Berlin, 1928.
- Pfeifer R. A. Grundlegende Untersuchungen für die Angioarchitektonik des menschlichen Gehirns. Berlin, 1930.
- Pfeifer R. A. Die Grundlagen der angioarchitektonischen arealen Hirnkarte. Z. ges. Neurol. Psychiat., 1939, 167, 579—581.
- Piéron H. Le problème physiologique du sommeil. Paris, 1913.
- Pope A. Quantitative distribution of dipeptidase and acetylcholine esterase in architectonic layers of rat cerebral cortex. J. Neurophysiol., 1952, March, 15, 115—130.
- Pope A. The relationship of neurochemistry to the microscopic anatomy of the nervous system. 12th Intern. Neurochem. Symp. N.Y., 1954, 341—349.
- Pope A. Proc. First. Int. Neurochem. Sympos. New York, 1955, 341.



- Pope A. The intralaminar distribution of dipeptidase activity in human frontal isocortex. *J. Neuroch.*, 1959, 4, 31—41.
- Pope A. Quantitative Histochemistry of the cerebral cortex. *J. Histochem. Cytochem.*, 1960, 8, 6, 425—430.
- Pope A. In the book "Biochemistry of the developing nervous system." New York, 1951, 341.
- Pope A. a. Hess H. Cytochemistry of neurons and neuropgia. In: "Metabolism of the nervous system." London, New York, Paris, 1957, 72—86.
- Pope A., Hess H.H., Ware J.R. a. Thomson R.H. Intralaminar distribution of cytochrome oxidase and DPN in rat cerebral cortex. *J. Neurophysiol.*, 1956, XIX, 3, 259—270.
- Pribram R.H. Effects of epileptogenic lesions of interotemporal cortex of learning and retention in monkeys. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1961, 54/6, 614—618.
- Purpura D. Experimental analysis of the inhibitory action of lysergic acid diethylamide on cortical dendritic activity. *Ann. New York. Academy of Sciences*, 1955, 56, 3, March 14, 515—536.
- Rand C.W. a. Courville C.B. Multinucleation of cortical nerve cells at margins of traumatic lesions of human brain. *J. Neuropath. Exper. Neurol.*, Jan. 1947, 1—14.
- Purpura D. P. a Grundfest H. Nature of dendritic potentials and synaptic mechanisms in cerebral cortex of cat. *J. Neurophysiol.*, 1956, 19, 573—595.
- Ranson S.W. The anatomy of the nervous system. Philadelphia, London, 7, Ed., 1943.
- Rasmussen A.T. Further observations of the efferent cochlear bundle. *J. Comp. Neur.*, 1953, 99, 61—74.
- Retzius G. Der Bau des Axencylinders der Nervenfasern. *Biol. Fören i. Stockholm Förhandl.*, 1899, I, n. 4, S. 83—93.
- Retzius G. Biologische Untersuchungen. Bd. 1—XVIII. Stockholm-Jena, 1890—1921
- Richter C.P. The production of the "grasp reflex" in adult macaques by experimental frontal lobe lesions. *Res. Publ. Ass; Nerv. Ment. Dis.*, 1934, 13, 711—1224.
- Richter C.P. The pituitary gland in relation to water exchange. *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.* 1938, 17, 392—409.
- Robins E., Smith D.E., Eydt E.M. *J. Neurochemistry*, 1956, N 1, 54.
- Roger A., Rossi G.F. a. Zironioli A. Le rôle des afférences des nerfs crâniens dans le maintien de l'état vigile de la préparation de l'encéphale isolé. *Electro-encéph. clin. Neurophysiol.*, 1956, 8/1, 1—13.
- Rogers L. *Brit. J. Surg.*, 1944, 32, 309.
- Romano J. a Engel G.L. Studies of syncope; differentiation between vasodepressor and hysterical fainting. *Psychosom. Med.*, Jan. 1945, 7, 3—15.
- Rosenzweig M.R. Representations of 2 ears at auditory cortex. *Am. J. Physiol.*, 1951, 167, 147—158.
- Rose M. Über das histogenetische Prinzip der Einleitung der Großhirnrinde. *J. Psychol. Neurol.*, 1926, 32, 97—160.
- Rose M. Die Ontogenie der Inselrinde. *J. Psychol. Neurol.* May. 1928, 36, 182—209.
- Ross I. S. Electroencephalographic findings during and after acute encephalitis and meningo-encephalitis. *J. Nerv. Ment. Dis.* Aug. 1945, 102, 172—182.
- Roussy G. et Mosinger M. Les glandes neuricrines de l'encéphale. 1941.
- Roussy G.F. a. Zironioli A. On the mechanism of cortical desynchronization elicited by volatile anaesthetics. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1955, VII, 383—390.
- Scharrer E. Die Erklärung der scheinbar pathologischen Zellbilder in Nucleus supraopticus und Nucleus paraventricularis. *Zt. ges. Neurol. Psychiat.*, 1933, 145, 462—470.
- Scharrer E. a. Scharrer B. Secretory cells within the hypothalamus. *Proc. Ass. Res. Nerv. and Ment. Dis.*, 1940, 20, 170—194.
- Scharrer E. a. Scharrer B. *Res. Progr. in Horm. Res.*, 1954, 10, 183.
- Schneider W.C. a. Hogeboom G.H. Cytochemical studies of mammalian tissues: isolation of cell components by differential centrifugation: *Review Cancer Res.*, 1951, II, 1—22, Jan.
- Schreiner L.H., Lindsay D.B. a. Magoun H.W. Role of brain stem facilitory system in the maintenance of spacticity. *J. Neurophysiol.*, 1949, 12, 207—216.
- Sherrington C.S. The integrative action of the nervous system. London, 1911, 1947.



- Smith E.L. A new topographical survey of the cerebral cortex being on account of the distribution on the anatomically distinct cortical areas and their relationship to the cerebral sulci. *J. Anat. Physiol.*, 1907, 41, July, 237—254.
- Smith W.K. Functional significance of rostral cingular cortex: as revealed by its responses to electrical excitation. *J. Neurophysiol.*, 1945, 8, 241—255, July.
- Shider R. a. Stowell A. Electro anatomical studies on a tactile system in the cerebellum of monkey (*Macaca mulatta*). *Anat. Res.*, 1944, 88, 457.
- Soulairaque André. Les bases physiologiques de la conscience. Alençon, 1956.
- Sperry K.W., Miner N. a. Myers R.E. Visual pattern perception following subpial slicing and tantalum wire implantations in the visual cortex. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1955, 48, 1, 50—58.
- Sperry R.W. Cerebral regulation of motor co-ordination in monkeys following multiple transaction of sensorimotor cortex. *J. Neurophys.*, July, 1957, 10, 275—294.
- Sprague J.N. a. Meyer M. An experimental study of fornix in rabbit. *J. Anat.*, 1950, 84, 354—368.
- Starzl T.E. Collateral afferent excitation of reticular formation of brain stem. *J. Neurophysiol.*, 1951, 14, 479—496.
- Starzl T.E. a. Magoun H.W. Organization of the diffuse thalamic projection system. *J. Neurophysiol.*, 1951, 14, 133—146.
- Starzl T.E., Taylor C.W. a. Magoun H.W. Ascending conduction in reticular activating system with special reference to the diencephalon. *J. Neurophysiol.*, 1951, 14, 461—477.
- Stoffler W.A. An experimental study of the cells and connections of the superior olivary complex of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1953, 98, 401—432.
- Ten Cate I. Electro-encephalography after removal of the occipital cortex. *Arch. Neerlandaises de Physiologie de l'Homme et des Animaux*, 1940, 24, 153.
- Tower a. Elliot. Activity of acetylcholine system in cerebral cortex of various unanaesthetized mammals. *J. Appl. Physiol.*, 1952, 4, 669—676.
- Fürck L. Vorläufige Ergebnisse von Experimentaluntersuchungen zur Ermittlung der Hautsensibilitätsbezirke der einzelnen Rückenmarks-Nervenpaare. *Sitzgsber. Rsl. Akad. Wiss. Wien, math. Abt.*, 1856, 21, 586—589.
- Tyler D.B. a. van Herrevel A. Respiration of developing brain. *Am. J. Physiol.* June 1942, 136, 600—613.
- Van Guechuchten P. Anatomie des voies centrales du système vestibulaire. *Rev. d'oto-neuro-opht.*, 1937, 15, 321—352, V.
- Van Guechuchten P. Anatomie du système nerveux de l'Homme, 1906.
- Vernoy E. B. Croonian Lecture. The antidiuretic hormone and the factors which determine its release. *Proc. Roy. Soc. London*, 1947, B. 135, 25—106.
- Vogt C. u. Vogt O. Ergebnisse unserer Hirnforschung. *J. Psychol. Neurol.*, 1919, Bd. 24, Ergsh. 1, 277—462.
- Vogt C. u. Vogt O. Zur Lehre der Erkrankungen des striären Systems. *J. Psychol. Neurol.*, 1920, Bd. 25, Ergsh. 3, 627—846.
- Vogt M. The concentration of sympothin in different parts of the central nervous system under normal conditions and after the administration of drugs. *J. Physiol.*, 1954, 123, 451—454.
- Vogt M. Sympathomimetic aminase in the central nervous systems; normal distribution and changes produced by drugs. *Brit. Med. Bull.*, 1957, 13, 3, Sept. 166—171.
- Vogt M. Pharmacology of tranquilizing drugs. *Brit. Med. J.* Oct. 1958, London, N 5102, 18.
- Wade E.V.J. *Comp. Neurol.*, 1952, 96, 2, 179.
- Wallace A. Contribution to the theory of natural selection. London, 1870.
- Waldeyer W. Über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. *Dtsch. med. Wschr.*, 1891, V. 17, SS. 1213—1218, 1244—1246, 1267—1269, 1352—1356.
- Walter W.G. The location of tumours by electroencephalogram. *Lancet*, 1936, 2, 231, 305—312.
- Walter W.G. Appendix on a new method of electroencephalographic analysis. *J. Ment. Sci.*, 1943, v. 89, April, p. 222.
- Ward A.A. Anterior cingulate gyrus and personality. *A. Research. Nerv. Ment. Dis. Proc.*, 1947, 27, 438—445.
- Ward A.A. Singular gyrus; area 24. *J. Neurophysiol.*, 1948, 11, 13—23, Jan.
- Ward A.A. a. McCulloch W.S. Projection of frontal lobe on hypothalamus. *J. Neurophysiol.*, July, 1947, 10, 309—314.



- Wells H. Павлов и Фрейд М. изд. иностранной литературы. 1959.
- Werncke C. Der aphasische Symptomencomplex. Eine psychologische Studie auf anatomischer Basis. Breslau, 1874.
- Wiener N. Extrapolation, Interpolation and Smoothing of Stationary Time Series. Techn. Press, N.Y., 1949.
- Wiener N. The Human Use of Human Beings. Cybernetics and Society, Eyre and Spottiswood. London, 1956.
- Wiener N. Cybernetics or control and communication in the animal and the machine. The Techn. Press. N.Y., 1957.
- Williams D. Nature of transient outbursts in electroencephalogram of epileptics. Brain, March 1944, 67, 10—37.
- Williams D. Abnormal cortical potentials associated with high intracranial pressure. Brain, Sept. 1939, 62, 321—334.
- Wolffgram F., Rose A. Exptl. Cell. Res., 1959, 17, 3, 506.
- Jung R. Allgemeine Neurophysiologie. Die Tätigkeit des Nervensystems. In: Handb. innere. Med. 1, 1—181, 1953.
- Jung R., Greutzfeldt O. a. Grüsser O. Microphysiology of cortical neurons and their significance for the sensory and cerebral functions. Dtsch. med. Wschr., 1957, 82/26, 1050—1059.
- Jung R. Schizophrenia. Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat., 1958, 81/1—2, 163—177.
- Jung R. u. Baumgartner A. Hemmungsmechanismus und bremsende Stabilisierung im einzelnen Neuron des optischen Cortex. Pflüg. Arch. ges. Physiol. 1955, 261, 434—456.







## ОГЛАВЛЕНИЕ

	ПРЕДИСЛОВИЕ .....	5
	ВВЕДЕНИЕ .....	9
ГЛАВА	1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА .....	19
ГЛАВА	2. СТРОЕНИЕ КОРЫ БОЛЬШОГО МОЗГА .....	75
ГЛАВА	3. КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА .....	99
ГЛАВА	4. АНАЛИЗАТОРЫ .....	117
ГЛАВА	5. НЕЙРОННЫЕ СТРУКТУРЫ И МЕЖНЕЙРОННЫЕ СВЯЗИ .....	149
ГЛАВА	6. БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА .....	173
ГЛАВА	7. БИОГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРЫ МОЗГА .....	210
ГЛАВА	8. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ЛОКАЛИЗАЦИИ ФУНКЦИЙ В ГОЛОВНОМ МОЗГУ .....	231
ГЛАВА	9. НЕКОТОРЫЕ МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ В ИЗУЧЕНИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА .....	262
	ЛИТЕРАТУРА .....	271



Техн.

Сдано

Форма

(ус

Заказ 0







C.A. 84



①

420

X

[illegible]

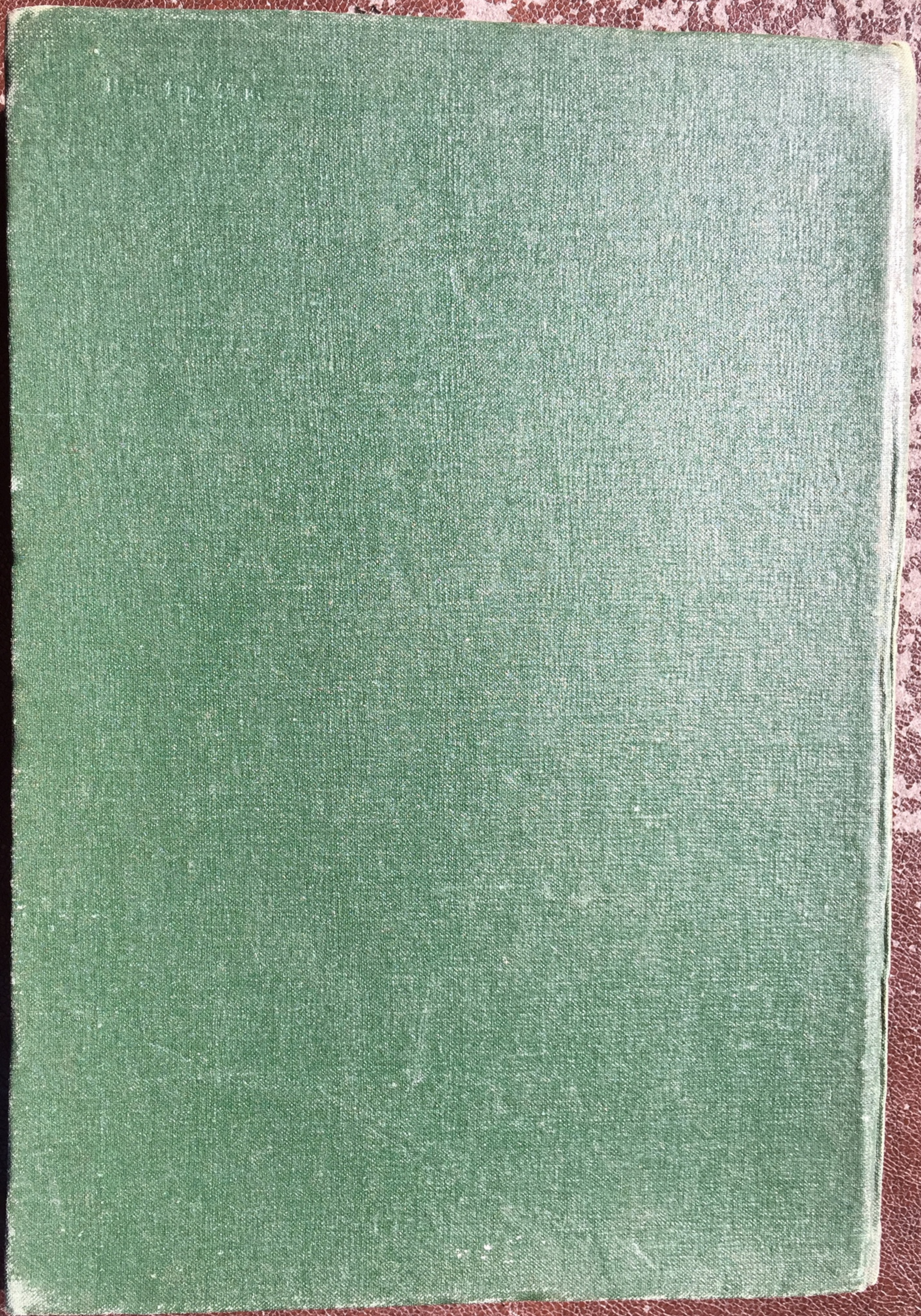














Очерки по структуре и функции мозга

Г. А. САРКИСОВ